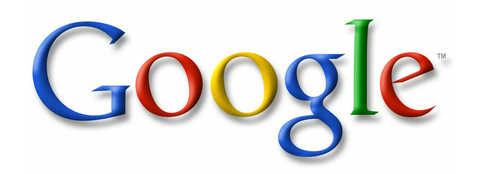

Google






Dei
Sub Numine
Viget

Archiv
für
Protistenkunde

Begründet von

Dr. Fritz Schaudinn

herausgegeben von

Prof. Dr. M. Hartmann und **Prof. Dr. S. v. Prowazek †**
Berlin Hamburg

37. Band

Mit 68 Abbildungen im Text und 20 Tafeln



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1917

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 30. August 1916.)

Abhandlungen:

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 27. Dezember 1916.)

Abhandlungen:

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 14. Mai 1917.)

Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg.
(Direktor: Ober-Med.-Rat Prof. Dr. Nocht.)

Zur Conjugation von *Loxocephalus.*

Aus dem Nachlaß von **S. v. Prowazek**
herausgegeben von **Kurt Behrend.**

(Hierzu Tafel 1.)

Im Nachlaß von Prof. v. Prowazek fanden sich Zeichnungen über die Conjugation von *Loxocephalus* (Eberhard 1852) Kent, welche er zu Ende vorigen Jahres bearbeitete. Da Verfasser noch bis Ende 1914 bei Prof. v. Prowazek arbeiten konnte und die betr. Präparate ihm von demselben zum Teil demonstriert worden waren, wurde ihm das Material zur Veröffentlichung übergeben. Wertvolle Hilfe zum Verständnis der einzelnen Bilder leisteten dem Verfasser Untersuchungen über die Conjugation des dem *Loxocephalus* nahen Verwandten, *Cyclidium glaucoma*, die zur selben Zeit gemacht wurden und äußerer Umstände halber abgebrochen werden mußten. Die Conjugationsvorgänge bei *Cyclidium* sind, soweit festzustellen war denen von *Loxocephalus* in den Hauptzügen durchaus gleich.

Die conjugierenden Loxocephalen befanden sich in Heuinfusionen, die noch *Cyclidium*, *Pleuronema*, *Colpidium*, *Colpoda*, *Paramaecium* und *Polytoma* enthielten. Die Präparate wurden so hergestellt, daß die Infusorien zentrifugiert, gewaschen, mit Sublimatalkohol nach Schaudinn fixiert und mit Hämatoxylin nach Böhmer gefärbt wurden.

Conjugation.

Nach Bildung der Copula durch Aneinanderlegen der präoralen Regionen erfolgt die erste Reifeteilung des Micronucleus (Fig. 2).

Vor der eigentlichen Teilung zieht sich der Kern der Länge nach aus. Dieses Stadium ist wohl mit dem sog. „Sichelstadium“ zu vergleichen, das u. a. Hertwig, Enrigues, Hamburger usw. beschreiben. Merkwürdig ist nur, daß es sich nicht nur bei der ersten Reifeteilung, sondern wahrscheinlich auch bei der zweiten Reifeteilung sowie den ersten beiden Teilungen des Befruchtungskernes, bei *Loxocephalus* sowohl wie bei *Cyclidium*, findet. Die Sichel liegt wohl stets in Richtung der Längsachse des Tieres und erstreckt sich über einen großen Teil der Zelle. Alsdann erfolgt eine Zusammenziehung der Sichel- und Spindelbildung, worauf die Chromosomen vom Zentrum der Spindel an die Pole rücken und zwischen den auseinanderrückenden Polen sich ein Verbindungsstrang auszieht (Fig. 3). Hierauf kommt es zur Teilung der Kerne. Die Anzahl der Chromosome war auf den durchgesehenen Präparaten nicht mit Sicherheit festzustellen, wahrscheinlich sind es zwölf im normalen Kern.

Die so gebildeten zwei Micronuclei teilen sich wieder, und zwar, wenn die Teilung der von *Cyclidium* analog ist, was anzunehmen ist, gleichfalls unter vorheriger Sichelbildung. Es entstehen so vier Kerne, von denen einer durch weitere Teilung Wander- und Stationärkern aus sich hervorgehen läßt, während die drei übrigen mit der Zeit resorbiert werden (Fig. 4). Auf diesem Stadium liegen, wie die Abbildung auch zeigt, die sich teilenden vierten Micronuclei in der Regel nahe der Vereinigungsstelle der beiden Conjuganten. Die Abbildung zeigt die Spindelbildung; im linken Tier wandern die Chromosomen von der Äquatorialplatte aus auf die Pole zu, während sich im rechten Tier die Spindel schon auseinanderzieht, um Wander- und Ruhekern zu bilden. Der Wanderkern dringt nach Durchbrechung der Pellicula in das andere Tier ein und vollführt durch Eindringen in den Ruhekern die Befruchtung. Die Chromatinmassen der beiden Kerne sind noch eine Zeitlang deutlich innerhalb der Kernmembran des Ruhekernes zu unterscheiden (Fig. 5). Auf dieser Abbildung bildet im linken Tier der eine (Wanderkern) schon die Äquatorialplatte der Befruchtungsspindel aus, während der andere Kern hierin noch weniger weit fortgeschritten erscheint. Im rechts liegenden Tier ist der eine Kern gleichfalls weiter fortgeschritten als der andere. Ähnliches Getrenntsein der beiden Kerne vor Bildung der Befruchtungsspindel beschreiben u. a. auch Prandtl bei *Didinium nasutum* und Enrigues bei *Chilodon uncinatum*. Während in den Befruchtungskernen die Befruchtungsspindeln gebildet werden, erfolgt in der Regel die Trennung der beiden Conjuganten.

Verhalten nach der Conjugation.

In den Exconjuganten erfolgt jetzt die erste Teilung des Befruchtungskernes, wahrscheinlich auch unter vorheriger Bildung der Sichelform (Fig. 6). Ich wüßte sonst nicht, wie ich diese Abbildung deuten sollte, da doch an eine etwa beginnende Parthenogenese wohl kaum zu denken ist. In den Präparaten wurden sowohl bei *Loxocephalus*, wie bei *Cyclidium* öfter solche Bilder gesehen. Dann erfolgt die weitere Teilung wieder unter Bildung eines Verbindungsfadens zwischen den auseinanderweichenden Polen (Fig. 7). Die neugebildeten zwei Micronuclei teilen sich wieder, vermutlich wie bei *Cyclidium*, nach vorherigem Sichelstadium, unter Ausbildung von Spindeln (Fig. 8) und von Verbindungssträngen (Fig. 9), so daß nunmehr vier Micronuclei entstanden sind (Fig. 10).

Von diesen bildet sich einer zum Micronucleus aus, während die drei anderen zu Macronucleusanlagen werden. Letztere teilen sich noch einmal, so daß der Micronucleus, sechs Macronucleusanlagen oder Plazenten und meistens auch der alte Macronucleus vorhanden sind (Fig. 11—13).

Während des Zustandes der Copula ist noch keine Veränderung am alten Macronucleus erkennbar, bald nachher aber beginnt er etwas kleiner zu werden, wahrscheinlich durch Zusammenfließen der Chromatinkügelchen, da der Kern gleichzeitig auch dunkler färbbar wird. Das Zusammenschrumpfen des alten Kernes nimmt seinen Fortgang und schließlich ist er nicht größer als die neuen Kernanlagen (Fig. 12 u. 13), um bald ganz zu verschwinden. Mit der Größenabnahme geht eine ganz allmähliche Abnahme der Färbbarkeit Hand in Hand.

Wiederherstellung des normalen Zustandes.

Das nächste Stadium ist das der Umwandlung der Plazenten zum Macronucleus. Dieses kann auf verschiedene Weise stattfinden. Entweder es werden zwei Plazenten resorbiert (Fig. 14), dann verschmelzen je zwei. Die beiden so entstandenen Doppelplazenten können verschmelzen, oder aber sie werden durch Teilung des Tieres auf zwei Tiere verteilt. Oder es werden drei Plazenten resorbiert. Die anderen drei wachsen heran (Fig. 15) und verschmelzen, oder es wird eine resorbiert und die beiden anderen verhalten sich so wie im ersten Fall.

Die beiden letzten Figuren sind vegetative Teilungsstadien. Auffallend ist dabei, daß in der Mitte zwischen den auseinander-

rückenden Macronucleushälften eine Chromatinmasse liegen bleibt, deren Bedeutung und Schicksal nicht klar ist. Bei der Mehrzahl der Teilungsformen konnten solche Chromatinmassen jedoch nicht beobachtet werden. Fig. 16 zeigt die Entstehungsstelle des neuen Cytostoms. In beiden Tieren sind Nahrungsvacuolen mit Nahrung (Bakterien) vorhanden.

Fassen wir die Ergebnisse zusammen, so fällt besonders die eigenartige „Sichel"bildung auf, die nicht nur bei den beiden Reifeteilungen des Micronucleus vor der Conjugation, sondern auch bei den ersten beiden Teilungen des Befruchtungskernes stattfindet. Vermutlich handelt es sich hier nicht um „echte" Sichelbildung, wie sie z. B. MAUPAS, BALBIANI, BÜTSCHLI, R. HERTWIG, HAMBURGER u. a. angeben, da diese nur vor den Reifeteilungen gebildet wird, wie das Synapsisstadium bei der Spermatogenese und Ovogenese der Metazoen, mit der die Sichelbildung von manchen Forschern verglichen wird. Die hier beobachteten Bildungen dürften wohl auch einer Veränderung bzw. Umlagerung des Chromatins dienen, doch ist eine Chromosomenreduktion, wie sie nach manchen Autoren im echten Sichelstadium vorkommen soll, sicher ausgeschlossen. Des weiteren sei noch festgestellt, daß die Reifung des Micronucleus durch zweimalige Teilung, durch die vier Tochterkerne gebildet werden, vor sich geht.

Der geschilderte Verlauf der Conjugation bei *Loxocephalus* stimmt, wie gesagt, mit dem von *Cyclidium* genau überein. Verfasser hofft, daß es ihm möglich sein wird, die Untersuchungen hierüber zu vollenden und auch bei *Loxocephalus* diese Vorgänge auch am lebenden Tier nachzuprüfen.

Tafelerklärung.

Loxocephalus granulosus KENT.

Fig. 1. Tier nach dem Leben bei 700facher Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 2—17. Fixierung: Sublimat-Alkohol nach SCHAUDINN; Färbung: Hämatoxylin nach BÖHMER. Bei 1060facher Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 2. Conjugation. Erste Reifeteilung des Micronucleus. Sichelstadium.

Fig. 3. Conjugation. Erste Reifeteilung des Micronucleus. Stadium des Verbindungsstranges.

Fig. 4. Conjugation. Teilung des vierten Micronucleus in Stationär- und Wanderkern, Spindelstadium.

Fig. 5. Conjugation. Stadium nach der Befruchtung. Die beiden Kerne sind innerhalb der Befruchtungskernmembran noch voneinander zu unterscheiden. Anfangsstadium zur Bildung der Befruchtungsspindeln.

Fig. 6. Erste Teilung des Befruchtungskernes. Sichelstadium.

Fig. 7. Erste Teilung des Befruchtungskernes. Stadium des Verbindungsstranges.

Fig. 8. Zweite Teilung des Befruchtungskernes. Spindelstadium.

Fig. 9. Zweite Teilung des Befruchtungskernes. Stadium der Verbindungsstränge.

Fig. 10. Stadium nach der zweiten Reifeteilung. Vier Micronuclei.

Fig. 11—13. Tiere mit sechs Plazenten, dem neuen Micronucleus und dem zugrunde gehenden alten Macronucleus. Bei Fig. 12 und 13 Pseudonucleoli an der Oberfläche der Plazenten und des alten Kernes.

Fig. 14. Zwei Plazenten werden resorbiert, alter Macronucleus fast ganz verschwunden.

Fig. 15. Drei Plazenten werden resorbiert, drei wachsen heraus.

Fig. 16 und 17 Teilungsstadien.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der vermeintlichen Gregarine *Microtaeniella clymenellae* Calk.

Von
Dr. **Franz Poche**, Wien.

—

Als „Microtaeniella clymenellae, a New Genus and New Species of Colonial Gregarines“ beschrieb der hervorragende amerikanische Protozoenforscher Calkins kürzlich (1915) eine sehr interessante Tierform. Über ihre systematische Stellung sagt er (p. 48f.): „Dieser ziemlich paradoxe Organismus hat mir viel Mühe gemacht. Ist es ein Metazoon oder ein Protozoon? Ist das ‚Individuum‘ die ganze Kette oder ist es eine Kette von Individuen?“ Dieser letzteren Ansicht neigt Calkins zu und bemerkt: „Wenn die ganze Kette als das Individuum betrachtet wird begegnet uns dieselbe Schwierigkeit die uns in Verbindung mit den koloniebildenden Flagellaten entgegentritt.“ — Nachdem er sich gegen eine etwaige Zurechnung des Organismus zum Pflanzenreich ausgesprochen hat, sagt Calkins, daß unter Protozoen seines Wissens nichts Ähnliches beschrieben worden ist, und weist speziell auf dessen Unterschiede von *Taeniocystis* hin. „Die Abwesenheit von Bewegungsorganen in der vorliegenden Form und ihre Fortpflanzungsart lassen keinen Grund sie anders als zu den Sporozoen zu stellen, und hier ist der einzig mögliche Platz für sie bei den Gregarinen.“ „Ich würde *Microtaeniella* klassifizieren als einen koloniebildenden Parasiten, der zur Ordnung Gregarinida, Unterordnung Schizogregarina gehört, von der er eine neue Unterabteilung bilden sollte.“

Aus dem Text und den Abbildungen Calkins' gewann ich die volle Überzeugung, daß *Microtaeniella* weitaus am nächsten verwandt ist mit der Gattung *Haplozoon* Dogiel und mit

dieser in dieselbe Klasse (von mir 1911, p. 75 *Haplozooidea* genannt) gehört, ja vielleicht sogar mit ihr identisch ist. Ersteres ergibt sich aus der vollkommenen Übereinstimmung von *Microtaeniella* mit *Haplozoon*, bzw. bestimmten Arten dieses sowohl im allgemeinen Aufbau des Körpers als in zahlreichen einzelnen Details. Ich möchte zunächst dies kurz darlegen und verweise dabei betreffs der Charaktere von *Haplozoon* und seiner Arten auf die beiden ausführlichen, sorgfältigen Arbeiten DOGIEL's (1908, p. 417—453; 1910), dessen Terminologie ich mich auch anschließe.

Microtaeniella besteht wie *Haplozoon* aus einer ursprünglichen, größeren, an einem (dem „vorderen") Ende gelegenen Zelle („Kopfzelle" DOGIEL's; „Primit" CALKINS') und einer Anzahl auf diese folgenden kleineren Zellen („Satelliten" CALKINS'), die durch Teilung teils direkt aus der Kopfzelle, teils aus deren Abkömmlingen entstehen. Bei den beiden am weitesten entwickelten der von CALKINS abgebildeten Individuen (Fig. 4 u. 5) beträgt die Zahl der Zellen 13, bzw. 22, von denen die hintersten sich dann noch weiter in je 4 Zellen teilen, bei einem wesentlich weniger weit entwickelten (Fig. 3) dagegen bereits 14. Bei *Haplozoon ariciae* hat DOGIEL (1910, p. 406) bei den sehr zahlreichen von ihm beobachteten Exemplaren im Maximum 17 Zellen gefunden, bei *H. armatum* (1908, p. 426) bei fortpflanzungsfähigen Tieren oft nur 8, bisweilen aber auch bis 60 und mehr; bei *H. lineare* beträgt bei einem solchen (l. c., Tab. XXVII, Fig. 53) die Zellenzahl 21, bei einem anderen noch nicht fortpflanzungsfähigen [oder nur derzeit keine Fortpflanzungszellen bildenden?] Individuum (Fig. 54), 37, bei *H. delicatulum* (1910, Tab. XIII, Fig. 1—4) bei 2 fortpflanzungsfähigen Individuen 23 und 25, bei 2 anderen 42 und 101. — Die Zellen sind bei *Microtaeniella* in 1 Schichte in in der Längsachse des Körpers aufeinanderfolgenden Gliedern angeordnet, von denen die vorderen 9—11 aus je einer Zelle bestehen, worauf 2 oder mehrere Glieder aus je 2 Zellen folgen, von denen, wie sich aus der Darstellung CALKINS' ergibt, (wenigstens) die jeweils hinteren dann je 2 aus 4 Zellen bestehende Glieder aus sich hervorgehen lassen. (Das bezügliche Verhalten des in Fig. 5 abgebildeten vereinzelten, in der Zellanordnung an seinem hinteren Ende einigermaßen abweichenden Exemplars dürfte wohl eine Anomalie oder eine Absterbeerscheinung darstellen und bleibt daher hier unberücksichtigt.) Diese Zellanordnung stimmt im Prinzip vollkommen mit der von *Haplozoon delicatulum* überein (man vergleiche insbesondere CALKINS'

Fig. 3 u. 4 mit DOGIEL, l. c., Fig. 1 u. 3!); nur bestehen bei diesem meist bloß die vorderen 6 oder 7 (bis 11) (p. 404 f.), bisweilen (Fig. 4) aber auch die ersten 16 Glieder nur aus je 1 Zelle, während die Zahl der 2- und 4-zelligen Glieder größer ist (nach den Abbildungen 5, 8, 9, 13 bei ersteren, 21 bei letzteren) und ein besonders großes Exemplar „sogar den Beginn einer Bildung von achtzelligen Gliedern“ zeigte (p. 403). Und bei *H. ariciae* sind die ersten 7 oder 8 [gelegentlich (Tab. c., Fig. 10) auch alle (11)] Glieder einzellig (p. 407 f.), worauf dann (Fig. 7—9) 2—5 2zellige Glieder folgen. Manchmal (Fig. 3) folgt bei *Microtaeniella* auf (2) 2zellige Glieder wieder ein einzelliges. Ganz ähnliche Abweichungen von der Regel beschreibt DOGIEL l. c. bei zweien seiner 12 Individuen von *H. delicatulum;* s. auch das in Fig. 9 dargestellte Exemplar von *H. ariciae.* — Die Zahl der Glieder beträgt bei reifen *Microtaeniella* nach CALKINS' Abbildungen 11—12 und nimmt dann noch etwas zu. Bei *Haplozoon armatum* beträgt sie nach den Abbildungen 4—8, bei *H. ariciae* 10—13 und bei *H. delicatulum* (p. 403) 13—50. — Die Länge von *Microtaeniella* beträgt im Durchschnitt 84 μ, die Breite 15 μ, wovon reife Exemplare nur wenig abweichen. *Haplozoon delicatulum* wird 150—250 μ, *H. ariciae* in den größten Exemplaren kaum 200 μ lang (p. 403 u. 406), während die Breite dieser Arten nach den Abbildungen ca. 33, bzw. 27 μ beträgt. — Die Scheidewände zwischen den Zellen aufeinanderfolgender Glieder stehen bei *Microtaeniella* (wenigstens in der Hauptsache) senkrecht zur Längsachse wie bei *Haplozoon lineare* und *H. delicatulum*, während sie bei den anderen Arten dieses Genus einen spitzen Winkel mit ihr bilden. — Die beiden Zellen der 2zelligen Glieder liegen bei *Microtaeniella* nicht genau in einer Querlinie, sondern sind je ein wenig gegeneinander verschoben; und genau ebenso verhält sich wieder *H. delicatulum* (p. 403). — Die Kopfzelle von *Microtaeniella* ist langgestreckt wie bei *Haplozoon lineare*, *H. ariciae* und in geringerem Maße auch bei *H. delicatulum*, während die nachfolgenden Zellen wie bei diesen Arten in der Längsrichtung des Tieres abgeflacht sind, und zwar wie bei *H. lineare* (1908, p. 449) bei entwickelten Individuen viel mehr als bei ganz jungen. Die hintersten Zellen reifer *Microtaeniella* werden aber infolge zweimaliger Kernteilung 2- und dann 4kernig und gewinnen eine mehr sphärische, ja sogar (s. Fig. 4) eine etwas längliche Gestalt. Dieselbe sehr charakteristische Vierkernigkeit und Abrundung der hintersten Zellen („Urgeschlechtszellen“ DOGIEL's) begegnet uns bei *Haplozoon lineare* (p. 449 u. 451); und bei *H. delicatulum* sind diese wenigstens vielfach ebenfalls mehr

rund, ja sogar länglich, und 4 kernig (1910, p. 405; Tab. XIII, Fig. 1—3). Letzteres ist wenigstens zum großen Teil auch bei den anderen Arten von *Haplozoon* (mit Ausnahme von *H. ariciae?* — s. p. 409) der Fall. — Der Kern der Kopfzelle von *Microtaeniella* liegt wie bei den Arten von *Haplozoon* in ihrem hinteren Teil. — Kernteilungen sind bei beiden Formen außerordentlich häufig. Die Teilungsachse des Kernes der Kopfzelle von *Microtaeniella* ist nach den Abbildungen Calkins' (Fig. 3 u. 5) parallel zur Längsachse des Körpers. Dasselbe Verhalten finden wir bei *Haplozoon delicatulum* (p. 404) und anderen Arten dieses Genus. — Die jeweils hintersten Zellen trennen sich bei *Microtaeniella* vom Körper des Tieres ab und stellen, wie Calkins vermutet, Fortpflanzungselemente dar. Genau ebenso verhält sich *Haplozoon*, wo Dogiel die betreffenden Zellen ebenfalls als Fortpflanzungszellen („Urgeschlechtszellen") betrachtet (1908, p. 434); und beide Autoren sind mit dieser Auffassung offenbar durchaus im Recht. — Die Entwicklung geht bei *Microtaeniella* von einer Zelle aus; das jüngste beobachtete Stadium war bereits zweikernig und wies den Beginn einer Teilung des Zellkörpers auf. Diese erste Teilungslinie liegt hinter der Mitte der Zelle und geht von der einen Seite dieser aus. Völlig identisch verläuft die erste Entwicklung bei *Haplozoon armatum* und *H. lineare* (s. t. c., p. 423 u. 447; Tab. XXVII, Fig. 26 u. 49), den einzigen Arten des Genus, wo sie bisher beobachtet wurde. Speziell bei *H. lineare*, bei dem die Grenzen zwischen den einzelnen Gliedern wie bei *Microtaeniella* senkrecht zur Längsachse stehen, ist die Größendifferenz zwischen der Kopfzelle und ihrem ersten Abkömmling sehr deutlich. — Endlich lebt *Microtaeniella* im Verdauungstrakt von *Clymenella torquata*, einer Maldanide, und ist offenbar recht häufig, da Calkins innerhalb eines Monats mehr als hundert Exemplare gefunden hat. Ebenso leben alle 6 bekannten Arten von *Haplozoon* im Darm von Polychäten aus 4 verschiedenen Familien, und 3 davon in dem von Maldaniden. Und auch Dogiel hat sie in so ziemlich allen Exemplaren ihrer bezüglichen von ihm daraufhin untersuchten Wirte gefunden, und zwar zum Teil in großer Zahl.

Calkins neigt der Ansicht zu, jede einzelne Zelle der Kette als ein Individuum von *Microtaeniella* und die ganze Kette demnach als eine Kolonie zu betrachten. — Angesichts der oben dargelegten vollkommenen Übereinstimmung von *Microtaeniella* im allgemeinen Aufbau des Körpers mit *Haplozoon* muß die Entscheidung der Frage über ihre Ein- oder Mehrzelligkeit naturgemäß ebenso wie bei diesem ausfallen. *Haplozoon* aber muß ich wie die anderen Autoren, die

bisher darüber publiziert haben, nämlich sein Entdecker DOGIEL (1908 u. 1910) und NERESHEIMER (1908, p. 311; 1912, p. 826 f.), entschieden als ein vielzelliges Tier mit morphologischer und funktioneller Differenzierung der Zellen untereinander auffassen. Und wenn wir ohne jede theoretische Voreingenommenheit diese Form betrachten, so drängt sich uns diese Auffassung ganz von selbst als die weitaus natürlichste und nächstliegende auf; und ganz dasselbe gilt in bezug auf *Microtaeniella*. Ja, bei *Haplozoon* wissen wir sogar, daß die Zellen (wenigstens in der vorderen Hälfte des Körpers) vermittelst eines gesetzmäßig angeordneten Systems intercellulärer Öffnungen sämtlich ihre Nahrung ausschließlich oder wenigstens zum größten Teil von der Kopfzelle beziehen. Und da dieses System wenigstens bei manchen Arten jenes Genus sehr schwer zu sehen ist (es wurde von DOGIEL überhaupt erst 1910, p. 420 ff. beschrieben), so ist es recht wahrscheinlich, daß sich ein solches auch bei *Microtaeniella* findet. — Gewiß „kann" man schließlich die genannten Formen auch als Kolonien einzelliger Individuen betrachten; aber genau dasselbe gilt letzten Endes ja auch von den vielzelligen Tieren überhaupt. Und hier wie dort würde durch eine solche Auffassung den Tatsachen sowie der üblichen Terminologie ohne jede Notwendigkeit Gewalt angetan werden.

Allen den angeführten Übereinstimmungen gegenüber weicht allerdings die Beschreibung von *Microtaeniella* auch in einigen wichtigen Punkten von DOGIEL'S Befunden an *Haplozoon* ab. Bei *Microtaeniella* erwähnt CALKINS nichts von Pseudopodien, Stiletten und Muskelfasern der Kopfzelle noch von dem Vorhandensein einer Cuticula, was alles für *Haplozoon* charakteristisch ist. — Was die Pseudopodien betrifft, so gibt DOGIEL (1908, p. 421) für *Haplozoon armatum* an, daß sie meistens abreißen, wenn man das Tier von der Darmwand ablöst, so daß ihre Zahl schwer zu beurteilen ist, und daß sie augenscheinlich auch ganz eingezogen werden können, ohne irgendwelche Spur zurückzulassen; und angeheftete Exemplare von *Microtaeniella* hat CALKINS überhaupt nicht beobachtet (p. 49). Ebenso reißen bei *H. lineare* meist alle Pseudopodien an der Basis ab, so daß bei losgelösten Individuen oft nur ihre Austrittsstelle in Gestalt eines kleinen Grübchens zu sehen ist (p. 448); und bei *H. macrostylum* konnte DOGIEL überhaupt nur an einem einzigen Exemplar 2 solche beobachten (1910, p. 412). Auch an den zahlreichen, großenteils nach lebenden Tieren gezeichneten Abbildungen DOGIEL'S sind die Pseudopodien nur in ganz wenigen Fällen sichtbar. Es kann also daraus, daß CALKINS keine solchen bei seiner Form beobachtet hat,

keineswegs geschlossen werden, daß sie bei ihr tatsächlich fehlen. Auf diesen scheinbaren Unterschied zwischen ihr und *Haplozoon* kann somit nur wenig Gewicht gelegt werden. — Ferner trägt die Kopfzelle von *Haplozoon* einen Stachel, das „Stilett" DOGIEL's, der vorgestreckt und eingezogen werden kann, und enthält bei einigen Arten noch eine geringere oder größere Anzahl von Ersatzstiletten. Im eingezogenen Zustande scheint das Stilett als dünnes Stäbchen durch (1908, p. 420), und auf manchen Abbildungen DOGIEL's ist davon wenig oder nichts zu sehen. Gleichwohl ist es nicht gerade wahrscheinlich, daß dasselbe CALKINS entgangen wäre, falls *Microtaeniella* überhaupt ein solches besitzt, und muß daher damit gerechnet werden, daß hier tatsächlich ein erheblicher Unterschied zwischen dieser und *Haplozoon* vorliegt. — Die Kopfzelle von *Haplozoon* enthält ferner an ihren Seitenwänden Muskelfibrillen, die aber bei *H. delicatulum* „sehr schwer zu unterscheiden" sind (1910, p. 402). CALKINS erwähnt bei *Microtaeniella* nichts von solchen; doch folgt daraus keineswegs, daß sie hier fehlen, da er auf cytologische Details überhaupt sehr wenig eingeht und zudem Myoneme bei den meisten *Gregarinidea* — denen er jene ja zurechnet — vorhanden sind, so daß ihr Vorkommen bei einer vermeintlich diesen zugehörigen Form gar nicht besonders erwähnenswert erscheinen mochte. Und endlich sind sie vielleicht auch bei *Microtaeniella* leicht zu übersehen. Jedenfalls scheint die Kopfzelle dieser nach den Abbildungen CALKINS' einen ziemlichen Grad von Biegungsfähigkeit zu besitzen, wie dies auch bei *Haplozoon* der Fall ist (1908, p. 423; 1910, p. 402 u. 414). Es kann also nicht auch nur mit Wahrscheinlichkeit gesagt werden, daß *Microtaeniella* sich durch das Fehlen von Muskelfibrillen von *Haplozoon* unterscheidet. — Ebenso erwähnt CALKINS nichts von dem Vorhandensein einer Cuticula bei jener und gibt sogar ausdrücklich an, daß abgegrenzte („definite") Wandungen fehlen. Diese Angabe ist jedoch im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Pilzen gemacht; und natürlich besitzt *Microtaeniella* nicht eine nach innen scharf begrenzte Zellwand wie die Pilze (und die Pflanzen überhaupt) sie gewöhnlich aufweisen. Auch rechnet CALKINS *Microtaeniella* den *Gregarinidea* zu, die ja sämtlich durch den Besitz einer Cuticula, wie sie oft genannt wird, oder richtiger Pellicula, da sie den Körper allseitig umgibt, ausgezeichnet sind. Eine spezielle Erwähnung dieses allgemeinen Charakters der Gruppe bei jener erschien also wohl nicht nötig. Und außerdem gibt CALKINS an, daß das Ende der Kopfzelle oft scharf zugespitzt ist, und vermutet, daß es zur Anheftung dient; und beides macht an sich schon das Vorhandensein

einer festeren äußeren Wandung wahrscheinlich, wie sich eine solche ja auch bei allen anderen nicht kugelförmigen formbeständigen Protozoen findet. Es ist also nach dem allen wohl nicht anzunehmen, daß zwischen den beiden in Rede stehenden Formen eine wesentliche Differenz in der Ausbildung der äußeren Leibeswand besteht. — Von allen den angeführten scheinbar vorhandenen Unterschieden zwischen *Microtaeniella* und *Haplozoon* dürfte also wohl nur jener tatsächlich zu Recht bestehen, der sich auf den Besitz eines oder mehrerer Stilette seitens dieses letzteren gegenüber ihrem Fehlen bei *Microtaeniella* gründet.

Auch wenn jene Unterschiede aber sämtlich zutreffend sein sollten, muß *Microtaeniella clymenellae* ohne jeden Zweifel als am nächsten mit *Haplozoon* verwandt betrachtet und mit diesem in eine Klasse gestellt werden. Andererseits aber ist sie, selbst wenn keiner jener Unterschiede sich als stichhaltig erweisen sollte, sicher nicht identisch mit irgendeiner der bisher bekannten Arten von *Haplozoon*. Denn sie unterscheidet sich von diesen allen durch ihre bedeutend geringere Größe und außerdem von jeder einzelnen von ihnen durch mehrere solche Charaktere, wie sie diese untereinander trennen. Am nächsten steht sie *Haplozoon delicatulum*; in mancher Hinsicht ähnelt sie aber wieder anderen Arten. Ich verweise diesbezüglich nur auf die obige Besprechung der Ähnlichkeiten zwischen *Microtaeniella* und *Haplozoon*, bezw. einzelnen Arten dieser Gattung. Und da, wie wir gesehen haben, damit gerechnet werden muß, daß *Microtaeniella clymenellae* ein Stilett, wie es für *Haplozoon* so charakteristisch ist, tatsächlich nicht besitzt, und diesem Unterschied mindestens der Wert eines Gattungscharakters zukommt, so müssen wir wenigstens derzeit auch ihre generische Trennung von *Haplozoon* beibehalten.

Was die sonstige systematische Stellung von *Microtaeniella* betrifft, so rechnet CALKINS sie, wie wir eingangs gesehen haben, den *Protozoa* und innerhalb dieser den *Sporozoa* und zwar den *Schizogregarininea* zu. (Die *Haplozooidea* waren ihm dabei offenbar entgangen — wohl deshalb, weil sie von ihrem Entdecker überhaupt nicht als Protozoen beschrieben worden waren —, da er sonst gewiß nicht verfehlt hätte, sie wenigstens zum Vergleiche mit seiner Form heranzuziehen.) Und tatsächlich weist *Microtaeniella* einzelne Übereinstimmungen mit Gregarinideen auf. Freilich kann auf die ihr von CALKINS zugeschriebene „charakteristische dichte Protoplasmastruktur der Gregarinen“ nicht viel Gewicht gelegt werden, da eine solche nicht nur für diese, sondern für die endoparasitischen Protozoen

überhaupt unabhängig von ihrer systematischen Stellung charakteristisch ist (s. z. B. DOGIEL, 1910, p. 436 f.). Auch DOGIEL hat ja *Haplozoon* mit jenen verglichen und zwischen dessen einzelligem Stadium und vielen Gregarinen „nicht wenig gemeinsame Züge des Baues“ gefunden (1908, p. 464). (Allerdings erwähnt CALKINS gerade von diesen Charakteren in seiner Beschreibung von *Microtaeniella* nichts; cf. aber das oben p. 10—12 Gesagte.) Angesichts der anderweitigen sehr wesentlichen Unterschiede des *Haplozoon* von diesen weist DOGIEL aber mit Recht den Gedanken an eine Verwandtschaft zwischen ihm und den *Gregarinidea*, bezw. den *Sporozoa* überhaupt zurück. Und da, wie wir bereits oben gesehen haben, *Microtaeniella* zweifellos am nächsten mit *Haplozoon* verwandt ist und in dieselbe Klasse wie dieses gehört, so geht schon daraus hervor, daß auch jene den *Sporozoa* und daher auch den *Gregarinidea* nicht zugerechnet werden kann. Und zudem besteht schon nach unseren jetzigen sehr ungenügenden Kenntnissen von *Microtaeniella* ein Teil jener Unterschiede zwischen *Haplozoon* und den *Gregarinidea* ebenso auch zwischen *Microtaeniella* und diesen (Abstoßung von „Urgeschlechtszellen“). Betreffs anderer derselben sind uns die bezüglichen Verhältnisse bei *Microtaeniella* noch unbekannt, es ist aber in Anbetracht der so vielfachen weitgehenden Übereinstimmungen zwischen ihr und *Haplozoon* sehr wahrscheinlich, daß sie auch hierin mit diesem übereinstimmen und sich von den *Gregarinidea* unterscheiden wird (Teilungsweise des Kernes; vielleicht auch die Vermehrung durch Knospung [an der Kopfzelle], die übrigens bisher auch nur bei einer einzigen Art von *Haplozoon*, *H. armatum*, beobachtet wurde (s. DOGIEL, 1908, p. 431 f.)). Und nur der Besitz eines Stiletts seitens *Haplozoon*, das *Microtaeniella* anscheinend abgeht (s. oben p. 10 f.), scheint ein Charakter zu sein, wodurch die erstere, nicht aber auch die letztere Gattung von den Gregarinideen abweicht. Überdies sind sowohl *Haplozoon* als, wie ich oben dargelegt habe, *Microtaeniella* mehrzellige Formen mit Differenzierung der Zellen untereinander (ohne etwa wie *Volvox* mit einzelligen Formen durch Übergänge eng verbunden zu sein), wodurch sie sich ebenfalls wesentlich von den *Gregarinidea* sowie von den *Sporozoa* überhaupt (cf. POCHE, 1913, p. 224 f. u. 232) unterscheiden. — Und da die beiden in Rede stehenden Formen auch keiner anderen Klasse zugerechnet werden können (cf. t. c., p. 246), so müssen sie als Vertreter einer eigenen solchen betrachtet werden.

Dagegen stimme ich CALKINS durchaus darin bei, daß *Microtaeniella* zu den *Protozoa* gehört. — Denn wie ich bereits bei früheren Gelegenheiten ausgeführt habe (1911, p. 67 f.;

1913, p. 245 f.), finden wir ja auch sonst unter diesen mannigfache Fälle von mehr oder minder ausgesprochener Mehrzelligkeit und Differenzierung der einzelnen Zellen untereinander. In Anbetracht einerseits dieses Umstandes, andererseits seiner so vielfachen und nahen Übereinstimmungen mit Flagellaten (*Noctiluca* und besonders *Peridiniidea*), betreffs derer ich nur auf Dogiel (1908, insbesondere p. 464—467; 1910, speziell p. 436 f.) verweise, habe ich auch *Haplozoon* im Gegensatz zu Dogiel, der es den *Mesozoa* zurechnet, zu den *Protozoa* und zwar zu den *Plasmodroma* gestellt (1911, p. 75; 1913, p. 245 f.). Dogiel betrachtet jedoch dabei die *Mesozoa* erklärtermaßen (1910, p. 437 f.) überhaupt nur als eine provisorische, sehr verschiedene Charakterzüge aufweisende Gruppe, in der Tiere ganz verschiedener Ordnung durcheinander geworfen sind. Eine solche Auffassung einer systematischen Einheit ist aber für mich von vornherein durchaus unannehmbar (s. 1911, p. 65 f.). Ebenso ist schon vor mir Neresheimer (1908, p. 311; 1912, p. 826 f.) für die Protozoennatur von *Haplozoon* eingetreten. — Demgemäß bildet auch bei *Microtaeniella* die Vielzelligkeit und Differenzierung der Zellen untereinander kein Hindernis für ihre Zugehörigkeit zu den *Protozoa*. Und da sie, wie wir gesehen haben, in eine Klasse mit dem ungleich besser bekannten *Haplozoon* gehört und dieses ein Protozoon ist, so muß *Microtaeniella* gleichfalls den *Protozoa* zugerechnet werden.

Wien, den 4. Dezember 1915.

Literaturverzeichnis.

Calkins, G. N. (1915): Microtaeniella clymenellae, a New Genus and New Species of Colonial Gregarines. (Biol. Bull. 29, p. 46—49.)

Dogiel, V. (1908): Catenata, eine neue Mesozoengruppe. (Zeitschr. wiss. Zool. 89, p. 417—477, tab. XXVI—XXVIII.)

— (1910): Untersuchungen über einige neue Catenata. (Zeitschr. wiss. Zool. 94, p. 400—446, tab. XIII—XIV.)

Neresheimer, E. (1908): Die Mesozoen. (Zool. Centralbl. 15, p. 257—312.)

— (1912): Mesozoen. (In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Herausgeg. von E. Korschelt, G. Linck, F. Oltmanns, K. Schaum, H. Th. Simon, M. Verworn u. E. Teichmann. 6, p. 817—829.)

Poche, F. (1911): Die Klassen und höheren Gruppen des Tierreichs. (Arch. Naturgesch., 77. Jahrg., 1, 1. Supplhft., p. 63—136.)

— (1913): Das System der Protozoa. (Arch. Protistenk. 30, p. 125—321.)

Rhizopodialnetze als Fangvorrichtung bei einer plasmodialen Chrysomonade.[1]

(Der „Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten" III. Teil.)

Von

A. Pascher (Prag).

(Hierzu Tafel 2 und 6 Textfiguren.)

Bei der echten plasmodialen Vereinigung, — von den Aggregatplasmodien, wie sie für die Acrasieae unter den Myxophyten charakteristisch sind, sei trotz ihres Interesses hier abgesehen — unterscheidet man gewöhnlich Filar- und Fusionsplasmodien, letztere mit völlig fusionierten Einzelprotoplasten (vgl. die *Myxogasteres*), gewissermaßen eine einheitliche Plasmamasse mit vielen Kernen, erstere aber mit relativ selbständig bleibenden Einzelindividuen, die aber mit ihren Pseudo- oder Rhizopodien untereinander in Verbindung treten. So häufig die beiden Formen unter den echten Plasmodien einander gegenübergestellt werden, so sehr gibt es Übergänge zwischen ihnen, die sich auch gedanklich leicht herstellen lassen. Es sind ja eigentlich nur quantitative Unterschiede in der Fusion der Einzelindividuen vorhanden. Biologisch wie auch spez. physiologisch verhalten sie sich gleich.

---

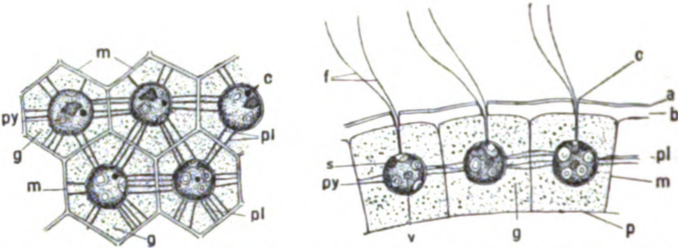
[1]) Siehe ferner: Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten. Einleitung (die Ableitung der Rhizopoden von Flagellaten) Bd. 36 S. 81.

I. Über einige rhizopodiale, Chromatophoren führende Organismen aus der Flagellatenreihe der Chrysomonaden S. 92.

II. Über eine neue Amöbe — *Dinamoeba* (*varians*) — mit Dinoflagellatenartigen Schwärmern. S. 118.



Filarplasmodien sind eigentlich bei den gefärbten, auch dauernd monadoiden, Flagellaten schon bekannt. Die Kolonien der *Volvocales*, deren Einzelindividuen durch feine Plasmafäden miteinander in Verbindung stehen, zum Beispiel bei *Volvox* oder wie sie Conrad[1]) in letzter Zeit auch bei *Eudorina* nachwies, sind eigentlich nichts anderes als bestimmt geformte Filarplasmodien von Flagellaten.



Textfig. 1. *Eudorina*, die Einzelmonaden plasmodial verbunden (nach Conrad).

Aber auch Filarplasmodien rhizopodialer Organisation sind bei Flagellaten bereits, wenn auch nur flüchtig bekannt: Lauterborn's[2]) Beschreibung und Abbildung einer rhizopodialen Chrysomonade, die aus kettenartig nebeneinander gelagerten, kleinen *Chrysamoeba*-Individuen besteht, die teilweise mit ihren radial ausstrahlenden Rhizopodien untereinander in Verbindung stehen.

Für *Spongomonas* zeigten Hartmann und Chagas[3]), daß die Einzelmonaden unter Umständen vorübergehend amöboid werden oder unter Ausbildung von kleinen Pseudopodien in Form von kleinen allerdings wenigzelligen Filarplasmodien miteinander in Verbindung treten können.

Erinnern wir uns ferner noch der Angaben Scherffel's[4]) daß Rhizopodenartige Ausbildungen verschiedener sonst monadoider Chrysomonaden gerne nesterartig vereinigt vorkommen, so kann das Auftreten ausgesprochener Filarplasmodien spez. bei Chrysomonaden nicht mehr unvermittelt genannt werden.

Im Jahre 1905 konnte nun eine derartige Filarplasmodien bildende Chrysomonade genauer sowohl in bezug auf Morphologie als auch Entwicklungsgeschichte studiert werden. Es scheint dies um

[1]) Conrad, Observations sur *Eudorina elegans* Ehrenbg., Recueil de l'Institut bot. Errera, Bd. 11 S. 337.

[2]) Lauterborn in Pascher: Süßwasserflora Deutschlands usw. Bd. 2 S. 92.

[3]) Hartmann und Chagas: Flagellatenstudien. Memoires de Istituto Oswaldo Cruz Bd. 2 S. 77.

[4]) Scherffel: Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonaden. Archiv f. Protistenk. B. 21 S. 299.

so wichtiger, als speziell das einzige bis jetzt sicher bekannte, dauernde Filarplasmodium bei den Flagellaten *Chrysidiastrum* Lauterborn nur unvollständig bekannt ist.

Chrysarachnion insidians nov. gen., nov. spec.

In den weitaus meisten Fällen waren es weitmaschige, nicht sehr gleichmäßige Netze, oft von bedeutender Größe. Zahlreiche, bis 200 kleine, in ihrem Umriß sehr veränderliche und auch von der Zahl und Lagerung der gebildeten Rhizopodien abhängige, nackte Amöben standen untereinander durch diese Rhizopodien in Verbindung.

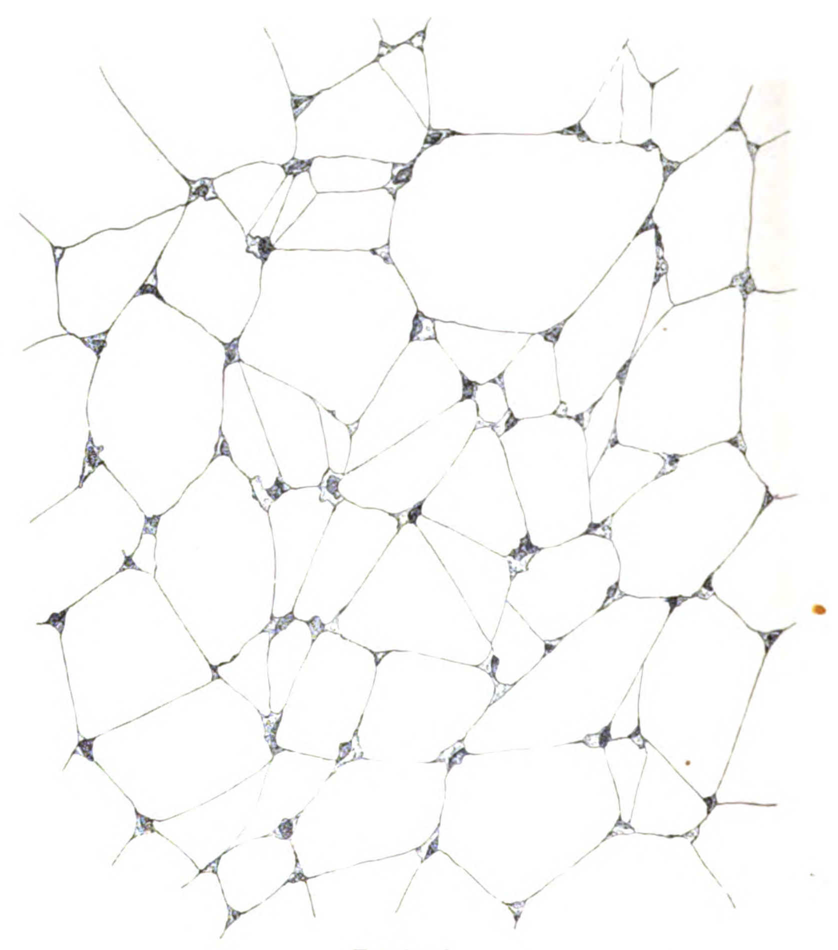
Da die Ausbildung der Rhizopodien schwankte, so änderte sich naturgemäß auch die Maschenweite des Netzes, wie auch Netze vorkamen, die vorübergehend nur relativ kleine Löcher zwischen den Einzelamöben zeigten (Fig. 2).

Die Rhizopodien waren meist vielmals länger als der Protoplast, oft war es nur eines, das eine bestimmte Amöbe mit einer bestimmten Nachbaramöbe verband. Oft waren es aber auch mehrere, 3—4; im übrigen wechselte die Zahl, da oft neue ausgebildet wurden, die Verbindung anderer aber sich löste. Einzelne Rhizopodien endeten auch blind, das war selbstredend an den randständigen Amöben der Fall, deren freie Rhizopodien sowohl in der Zahl wie auch in der Ausbildung viel mehr schwankten, als die im Innern des Netzes.

Die Einzelamöbe hat sehr verschiedenen Umriß; einerseits veränderten sie ihre Gestalt fortwährend, andererseits war er sehr abhängig von der Zahl und Anordnung der ausstrahlenden Rhizopodien. Immer waren aber die Amöben von der Seite gesehen mehr oder weniger linsenförmig, die Ausbildung nach den beiden Dimensionen des Netzes hin selbst überwog die Dickenausbildung. Das hängt aber mit dem Umstand zusammen, daß sich die Rhizopodien nur in der Ebene des größten Querschnittes entwickeln. Da sich alle Amöben darin gleichverhalten, so liegen sowohl Amöben wie auch die Rhizopodiensysteme in einer Ebene. Das gilt selbstverständlich nur für die Ruhe, bei bewegtem Wasser ändert sich alles.

Die Einzelamöben selbst sind winzig klein, die größten messen nur 3—4 μ im Durchmesser. Fast immer war ein plättchenförmiger blaß gelbbrauner Chromatophor vorhanden, dessen Farbe beim Tode in ein bläuliches Grün umschlug. Dann waren noch kleine stark Licht brechende Leukosin-Bällchen, sowie eine pulsierende Vakuole

vorhanden. Die Amöben waren sehr formveränderlich. Die Rhizopodien zeigten lebhafte Strömung, waren fein und dabei stellenweise verdickt. Ihre Länge und Ausbildung schwankte sehr, ständig zeigten sie Längenveränderung. Dadurch verschoben sich auch ständig, oft langsam, oft ruckweise die Einzelamöben in der



Textfig. 2.

Ein größeres Netz von *Chrysarachnion insidians*. Die Figur ist nicht völlig zutreffend. Zunächst ist das Netz sowohl in bezug auf die Form der Zellen wie auch die gegenseitige Lage der Zellen sehr veränderlich, so daß die Figur in ihren verschiedenen Teilen verschiedenen Zuständen des Netzes entspricht. Dann kommt noch der Umstand dazu, daß sich das Netz während der Beobachtung unter dem Deckglase unter ganz ungewöhnlichen Zuständen befand. Es lassen sich im Netz leicht Partien erkennen, die sich unter Druck und Zug von außen befanden.

verschiedensten Weise gegeneinander; andererseits veränderte sich auch die Form der Netze sehr bedeutend.

Waren die Netze infolge der langen, feinen, zwischen den Amöben eingeschalteten Rhizopodien meist sehr weitmaschig, so ging diese Form verloren, wenn die Rhizopodien sich verkürzten und teilweise eingezogen wurden; dann näherten sich die Einzelamöben oft so sehr, daß sie oft dicht nebeneinander zu liegen kamen und die einzelnen Details nur schwer zu erkennen waren. Dann war auch der plasmodiale Charakter wenig deutlich.

Neben sehr großen über 200 Einzelindividuen zählenden Netzen kamen auch ganz kleine vor mit wenigen Individuen, 2 oder 4—8, die durch allmähliche Teilung und unter Aufrechterhaltung der Rhizopodienverbindung in relativ kurzer Zeit heranwuchsen und größere Netze bildeten. Das konnte an 2zelligen Verbänden direkt beobachtet werden und es ist ganz natürlich anzunehmen, daß auch einzelne abgelöste Amöben auf diese Weise kleine Netze bilden können.

Die Netze waren ausgesprochen phototaktisch. Sie stellten sich spontan in einer bestimmten Lichtintensität ein. Darnach müssen die Netze Eigenbewegung besitzen, zwar nicht nur am Substrat, vielmehr auch frei schwebend. Der Bewegungsmodus selbst war sehr bemerkenswert, ich beschreibe ihn an anderer Stelle ausführlich. Im wesentlichen bestand er darin, daß an der Seite der Netze, die der Bewegungsrichtung zugekehrt, die Bildung der Rhizopodien sehr gefördert war, während an der abgekehrten Seite die Rhizopodien kontrahiert wurden.

Ernährung.

Trotz der geringen Größe und des geringen Farbstoffgehaltes der Chromatophonen scheint doch lebhafte CO_2-Assimilation stattzufinden. Unter dem Deckglase sammelten sich wie an eingeschlossenen Luftblasen, so auch um die Einzelzellen der eingeschlossenen Netze O-bedürftige Bakterien an, was wohl für O-Produktion spricht.

Ausschlaggebend ist aber auf jeden Fall die animalische Ernährung durch Aufnahme organischer Körperchen. An fast allen Rhizopodien waren in Nahrungsvakuolen Bakterien, winzige Blaualgen, ja auch kleine Flagellaten eingeschlossen, die verdaut wurden und deren Reste, Membran, Kristalle usw., dann ausgestoßen wurden. Diese Ernährung war sehr reichlich, es fanden sich gewöhnlich fast alle Rhizopodien oft dicht, ich möchte sagen fast perlschnurartig besetzt (Fig. 3). Es darf ja nicht vergessen werden daran zu erinnern, daß die Netze eine viel geringere Maschenweite

haben als unsere feinsten Planktonnetze, so daß eine ausgiebige Filtration kleiner organischer Körperchen ermöglicht wird.

Neben dieser Aufnahme kleiner organischer Partikelchen in das strömende Plasma der Rhizopodien kam Aufnahme animalischer Nahrung noch dadurch zustande, daß sich größere Organismen, aktiv oder passiv bewegt, im Maschenwerk der Plasmodien verfingen. In diesen Fällen wirkte das Filarplasmodium tatsächlich wie ein Spinnennetz.

Kleinere, unbewegliche Algen z. B. blieben einfach kleben, die feinen Rhizopodien zeigten dabei einen auffallenden Grad von Zähigkeit.



Textfig. 3.
Ein Teil des Netzes unter sehr starker Vergrößerung. Die einzelnen Rhizopodien reichlich besetzt mit Plasmaansammlungen, in denen aufgefangene organische Körperchen verdaut werden.

Bewegliche Organismen aber stellten, kurz nachdem sie hängen blieben, die Bewegung ein. Ich vermag nicht zu sagen, was die Ursache davon war. Es war ja bereits auffallend, daß kleine Bakterien die an die Rhizopodien ankamen, momentan die Bewegung einstellten. Aber auch größere Flagellaten machten zwar noch einige verzweifelte Anstrengungen, rissen sich auch noch manchesmal los, meist aber wurden sie bald bewegungslos. Diese Bewegungslosigkeit hing

aber nicht mit dem Tod zusammen. Chrysomonaden oder Chryptomonaden, die klebten, blieben noch lange Zeit gelbbraun, während sie doch mit dem Absterben bald nach grün umschlagen. Sicher ist, daß der Protoplast leicht anklebt; ich möchte aber meinen, daß auch die Geißeln kleben bleiben, wenn sie bei ihrer Bewegung sich, an die Rhizopodien legen und dadurch Bewegungsunfähigkeit des Organismus mit herbeiführen.

Das Klebenbleiben von größeren Organismen löste aber eine lebhafte Plasmabewegung aus.

Zunächst erfolgte an den zunächst betroffenen Rhizopodien lebhafte Strömung zum Objekt. Die Berührungsstellen verdickten sich, es sammelte sich Plasma am gefangenen Objekte an. Dabei verästelten sich diese zunächst befindlichen Rhizopodien, so daß von den wenigen direkt berührten Rhizopodien bald ein feines Maschenwerk um das gefangene Objekt gebildet wurde.

War die Strömung des Plasmas zunächst nur auf die direkt berührten Rhizopodien beschränkt, so sah man bald, daß die Strömung des Plasmas auf die Protoplasten der dazu gehörigen Amöben übergriff. Von diesen ging aber die Strömung, und dies konnte oft sukzessiv verfolgt werden, auch auf die benachbarten also auf die um das gefangene Objekt entfernter herumliegenden Amöben über. Es konnte deutlich gesehen werden, wie von diesen auf die zunächst betroffener Amöben, Plasma überströmte. Rasch aber bildeten auch diese feine Rhizopodien aus, die alle die Richtung zum gefangenen Objekt hatten, sich rasch verlängerten, bis sie schließlich die Plasmahülle erreichten, die von den zu allererst berührten Rhizopodien um das gefangeue Objekt gebildet war und diese verstärkten. Diese konzentrische Anlage neuer Rhizopodien von seiten der Amöben, die das Objekt zunächst umgaben, erhöhte sich in dem Maße, daß schließlich der ganze gefangene Organismus nun von einem Kranz radiären Rhizopodien umgeben war, die an seiner Oberfläche dichte, etwas wabige Plasmaanhäufungen bildeten (Fig. 1 Taf. 2).

So war das ganze Objekt eingesponnen. Es zeigte auch bald deutlich die Erscheinungen beginnender Verdauung.

Dabei blieb es aber nicht. Denn nun beteiligten sich auch die nicht unmittelbar benachbarten Amöben. Diese zeigten sowohl lebhafte Strömung an den Rhizopodien, die den dem gefangenen Objekte direkt benachbarten Amöben Plasma zuführten. Und auch hier blieb es nicht bei der bloßen Strömung stehen, auch hier wurden zahlreiche neue Rhizopodien gebildet, die zu den dem Objekte näher gelegenen Amöben führten und ausgiebigere Kommuni-

kationen schafften. Da sich dieser Vorgang nur noch verstärkte, so nahm schließlich das Netz auch in der weiteren Umgebung der Fangstelle ein konzentrisch-strahliges Aussehen an, das vor allem durch die vielen mittelbar oder unmittelbar dem Nahrungsobjekte zustrebenden Rhizopodien hervorgerufen wurde.

Biologisch ist der Vorgang leicht verständlich, er vermittelt direkt oder indirekt die Zufuhr animalischer Nahrung.

Jedenfalls werden bei der Berührung mit dem fremden Objekt oder durch Aufnahme aus diesem Stoffe gebildet, die die Oberflächenspannung herabsetzen und die sowohl die Strömung des Plasma hervorrufen, wie auch die zentripetale Bildung der Rhizopodien bewirken. Und da die konzentrisch aufeinanderfolgenden Partien des Plasmodiums sukzessive sich ganz analog sowohl an der Strömung des Plasma wie auch an der Bildung der Rhizopodien betätigen, liegt es nahe, an eine gleichmäßige Weiterleitung der diese Erscheinungen auslösenden Substanzen zu denken, sei es, daß sie nur im Plasma des Plasmodiums oder auch, was wahrscheinlicher ist, im Wasser selbst erfolgt.

Jedenfalls ließen die Netze bei dieser Gelegenheit klar erkennen, daß der „Reiz“, der durch den gefangenen Organismus ausgelöst wird, anscheinend gleichmäßig weitergebildet wird und daß als Reaktion darauf in den konzentrisch aufeinanderfolgenden Kreisen nacheinander die im allgemeinen gleichsinnige Plasmaströmung, wie auch die Bildung zentripetaler Rhizopodien erfolgt.

Bemerkt sei, daß die Weiterleitung anscheinend ziemlich rasch erfolgt und daß in relativ kurzer Zeit die entfernten Zellen beteiligt waren.

Bemerkenswert ist auch der Umstand, daß die auf diese Weise gebildeten Rhizopodien mehr zu Anastomosen neigten, als diejenigen, die für gewöhnlich die Verbindung zwischen den einzelnen Amöben aufrechterhielten. Ja, oft verstärkten sich auch diese Anastomosen so sehr, daß es direkt zur Bildung kleiner Plasmaaggregationen kam.

Nach völliger Aufdauung der Objekte wurden die unverdaulichen Reste ausgestoßen; längere Zeit war an der Fangstelle noch ein größerer Plasmaballen mit lebhafter Strömung zu bemerken, dann zog sich das Plasma von hier zurück, die ad hoc gebildeten Rhizopodien und Anastomosen verschwanden, die konzentrische Anordnung der Amöben verlor sich und nach einiger Zeit hatte das Netz wieder das alte Aussehen.

So stellt eigentlich die plasmodiale Kolonie unseres Organismus

abgesehen davon, daß sie durch ihre Netzform und mit ihren feinen Rhizopodien ein ausgezeichnet angepaßter Planktonorganismus ist, auch eine ganz raffinierte Vorrichtung für die Gewinnung organischer Nahrung dar; durch diese Anordnung wird die Wahrscheinlichkeit der Gewinnung von Nahrung erhöht; die Kolonie wirkt ja tatsächlich als Fangnetz.

Im übrigen verweise ich auf die Figuren auf der Tafel und im Text.

Vermehrung.

Die Teilung erfolgte an allen Individuen gleichzeitig. Es handelt sich normalerweise um Zweiteilung, ob nur nach einer Richtung oder nach zwei Richtungen konnte nicht sicher festgestellt werden. Es sei hier ausdrücklich auf die Chroococcaceae mit flächigen Kolonien hingewiesen, z. B. *Merismopedia* oder *Holopedia;* auch bei diesen kommt die flächige Anordnung der Zellen in den Kolonien durch gleichzeitige Teilung aller Individuen zustande, wie es spez. sehr schön bei *Merismopedia convoluta* gesehen werden kann. Bei diesen genannten flächenbildenden *Chroococcaceae* kommt aber diese Form der Kolonien ausschließlich durch Teilung nach zwei Richtungen zustande. Eine solche Teilung nach zwei Richtungen ist aber für die Bildung unserer netzig-flächigen Kolonien nicht unbedingt nötig. Es genügt hier gewiß die Teilung nach einer Richtung. Eine solche scheint nun auch tatsächlich vorzuliegen. Sicher ist sie vorhanden bei *Chrysidiastrum* Lauterborn, bei dem die Tochterindividuen mit je 1—2 feinen Rhizopodien zu einer kurzen 2—4-gliedrigen Reihe verbunden sind.

Es scheint ziemlich sicher zu sein, daß bei *Chrysarachnion* die flächig-netzige Anordnung dadurch zustande kommt, daß die einzelnen Teilamöben fast mit allen Rhizopodien miteinander in Verbindung bleiben, wobei natürlich die einzelnen Amöben sich gegenseitig aus ihrer Reihe bringen, nachdem sie gewiß längst die ursprüngliche Orientierung verloren hatten. Vergegenwärtigt man sich dazu noch, daß die einzelnen Amöben dauernd in Verbindung bleiben, alle dabei in eifriger Teilung begriffen sind, so scheint die Bildung derartiger unregelmäßig-netziger Verbände auch bei der Teilung nach bloß einer Richtung möglich.

Daß sämtliche Individiuen annähernd in einer Ebene liegen, liegt in dem Umstande begründet, daß die Rhizopodien der Einzelzellen, wie bereits auseinandergesetzt, nur in der Äquatorialebene der Amöben gebildet werden. Da nun die Einzelamöben aber durch diese Rhizo-

podien zusammengehalten werden, ist es klar, daß auch die Amöben in diese Lage zu liegen kommen.

Die Teilung selber verläuft ziemlich rasch (Taf. 2 Fig. 2). Cytologische Details konnten einerseits bei der Ungleichmäßigkeit des Materials, außerdem bei der speziell bei den kleinen Chrysomonaden so schwierigen Fixier- und Färbetechnik nicht gewonnen werden. Sie verlief, von der unten erkennbaren Andeutung, der ja gewiß innere (spez. Kernteilungen) Vorgänge vorausgegangen waren, bis zur völligen Durchtrennung innert 2—3 Stunden und, soweit ich sah, immer in den frühen Morgen- oder Nachtstunden. Die Durchtrennung erfolgte nicht völlig, zwischen den ebengeteilten Stadien waren feine Rhizopodien gespannt, meist 2—3, die von Anfang an lebhafte Strömung zeigten und sich entsprechend der sukzessiven Entfernung der Individuen verlängerten.

Nicht selten geschah es auch, daß die eine Tochteramöbe (s. Taf. 2 Fig. 2) keinen Chromatophoren bekam, sei es, daß der Chromatophor nicht völlig durchgeteilt wurde, sei es, daß bei völliger Durchteilung beide Chromatophoren der anderen Amöbe verblieben — es fanden sich völlig farblose Amöben in den Netzen, die aber sonst keine Verschiedenheit gegenüber den anderen zeigte, lebhaft Nahrung aufnahmen und auch kleine Leukosinbällchen hatten. Ja, einzelne Netze hatten einen auffallend hohen Anteil an solchen farblosen Individuen: 30—40 % (s. Taf. 2 Fig. 5). Nie zeigten aber solche Netze oder Einzelamöben spezielle Besonderheiten. Es sei hier bemerkt, daß auch Scherffel[1]) bei seiner *Chrysamoeba* (= *Rhizochrysis Scherffelii*) auf gleiche Weise farblose Individuen zustande kommen sah, wie er auch bei seiner *Poterioochromonas* neben gefärbten auch farblose Individuen beobachtete.

Neben der Zweiteilung kam auch Dreiteilung vor. Es kamen Stadien zur Beobachtung, die sich nur in dieser Weise erklären ließen und die nicht dadurch zustande gekommen sein können, daß bei zwei eben geteilten Individuen das eine sich in kurzer Zeit zur neuen Teilung anschickte. Dagegen sprach der Umstand, daß die drei Teilprodukte annähernd gleiche Größe hatten, sowie auch, daß es tatsächlich gelang die gleichzeitige Aufspaltung der Protoplasten in drei Individuen zu sehen. Ich verweise dies bezüglich auf Fig. 3, 4 der Taf. 2. Auch das steht nicht vereinzelt da. Wasielewski[2]) hat in seinen wertvollen Untersuchungen über Stroh- und

[1]) Scherffel: Kleiner Beitrag zur Phylogenie einiger Gruppen niederer Organismen. Bot. Zeitg. I. Abt., 1901.

[2]) Wasielewski und Hirschfeld: Untersuchungen über Kulturamöben. Abt. 5. Heidelberger Akad. d. Wiss. 1910 1. Abhandlung.



Lobamöben auch bei diesen eine derartige Dreiteilung aufgezeigt und auch cytologisch einwandfrei verfolgt.

Selbstredend kann es vorkommen, das ein oder das andere Individuum den allgemeinen Teilungsprozeß nicht mitmacht. Bei der unregelmäßigen Lagerung der Individuen im Netze kommt es dadurch zu keinen Strömungen im Gefüge im Gegensatze zu den flächenbildenden Blaualgen, wo der konstante Teilungsausfall oder schon die Teilungsverzögerung mehrerer Individuen, starke Störungen in der Kolonie hervorrufen, die dann nur schwer durch rekurrente Verschiebungen kleinerer Karrees ausgeglichen werden können. Man kann wirklich bei *Chrysoarachnion* knapp nach der Teilung sehen, daß einzelne Amöben viel größer bleiben, als die eben durchgeteilten Amöben.

Schwärmstadien konnten nicht beobachtet werden. Bei dem Umstande, daß die Teilung in lebhafter Weise von den rhizopodialen Formen vollzogen wird, scheint ihre Existenz nicht sehr wahrscheinlich zu sein, wenn sie auch nicht völlig ausgeschlossen werden kann.

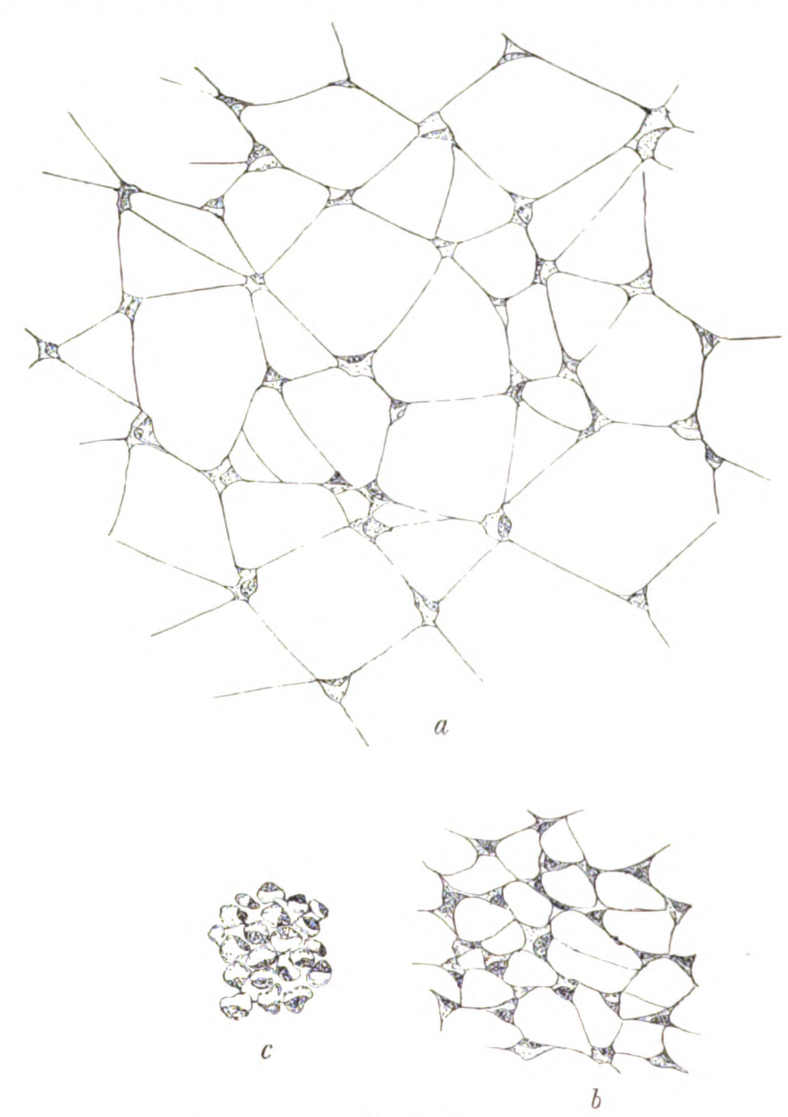
Bei sehr ungünstigen äußeren Umständen, sehr starker Kälte oder Sauerstoffmangel, und dieser tritt wie bei allen Chrysomonaden, die einer ganz bestimmten O-Spannung bedürfen sehr rasch ein, zogen sich die Protoplasten fast kugelig zusammen. Starben sie schließlich ab und schlug die Farbe der Chromatophoren in blaugrün um (Taf. 2 Fig. 6), so sahen derartige Stadien blaugrünen Algen so auffallend ähnlich, daß es fast sicher ist, daß in Planktonfängen, die *Chrysarachnion* enthielten, derartige abgestorbene oder fixierte Netze als Blaualgen angesprochen wurden, um so mehr als dann gewöhnlich die flächige Anordnung verloren ging und unregelmäßige Aggregate kleinster blauer Kügelchen entstanden. Bei dieser Kontraktion der Protoplasten wurden die Rhizopodien sehr (wohl durch Zug) verdünnt und rissen. Die zerrissenenen Enden wurden meist rasch eingezogen, so daß an den absterbenden Aggregaten die charakteristischen Protoplasma-anastomosen verloren gingen (vgl. Fig. 6 Taf. 2).

Diese Vorgänge lassen es aber möglich erscheinen, daß Palmellastadien unter Umständen gebildet werden können.

Cystenbildung wurde nicht gesehen, ist aber in Analogie zu vielen anderen Chrysomonaden wohl als sicher anzunehmen.

Nicht selten kam es zu einer Vermehrung der Netze durch Zerreißen, also durch Fragmentation. Das geschieht gewiß passiv durch heftige Bewegungen des Wassers. Ob auch aktiv konnte nicht sicher aufgezeigt werden. Möglicherweise könnten solche

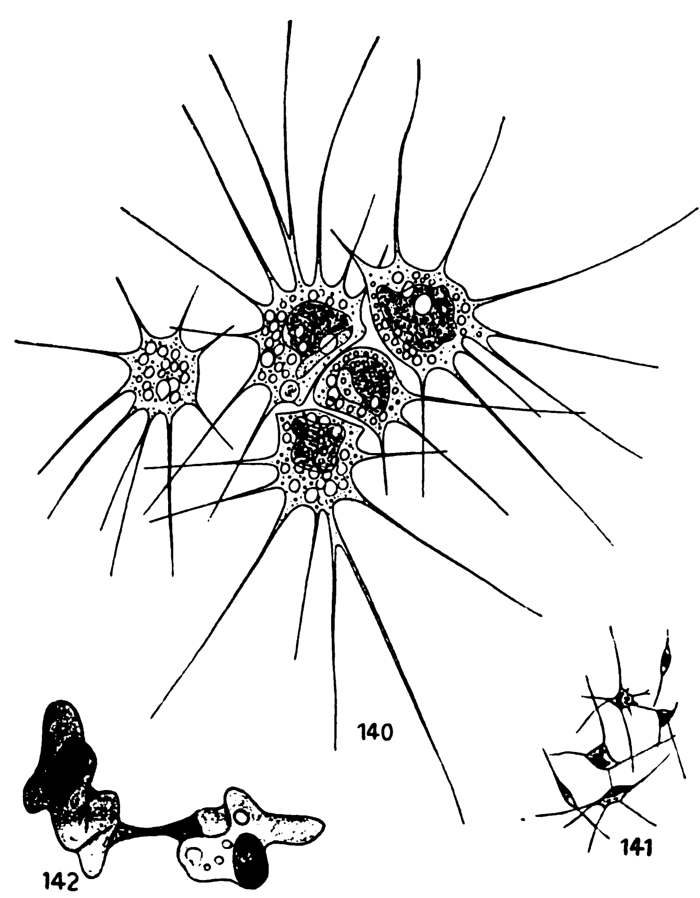
Netze in diesem Sinne gedeutet werden, bei denen einzelne Amöbenkomplexe nur mehr durch einzelne auffallend lange und dünne Rhizopodien mit dem anderen Netzteile in Verbindung standen.



Textfig. 4.

Chrysarachnion bei verschiedener Temperatur. *a* bei annähernd 6°. Die Maschen relativ weit. *b* bei annähernd 2°. Das Netz bereits enger. Zu einer merkbaren Vergrößerung der Amöben kommt es in Anbetracht der Feinheit der Rhizopodien nicht. *c* bei knapp über 0°. Die Amöben fast ohne Rhizopodien und abgerundet.

Bemerkenswert aber scheint nun folgende Beobachtung. Bei den heftigen Bewegungen, denen die Netze vor und während der Beobachtung ausgesetzt waren, erfolgte nicht selten ein Zerreißen des Netzes, bei dem auch einzelne Amöben schwerverletzt, entweder



Textfig. 5.
Rhizochrysis scherffelii Pascher, (140) eine völlig rhizopodiale Chrysomonade mit Rhizopodien, die annähernd in der Äquatorialebene stehen. Bei der Teilung bekam eine Tochteramöbe kein Chromatophor mit. (Nach Scherffel).
Rhizochrysis planktonica Pascher (141), ein Netz solcher kleiner Rhizochrysamöben, das planktonisch treibt.
(Die Fig. 5 aus Pascher, Süßwasserflora Deutschlands usw. Bd. 2 S. 90 fig. 140—142.)

durchgerissen oder stark gequetscht wurden. Derart beschädigte Amöben wurden nun abgestoßen, die Plasmaströmung der verbindenden Rhizopodien wurde gar bald eingestellt, die Rhizopodien

selber stark verdünnt und schließlich mehr oder minder eingezogen, so daß der Zusammenhang mit der verletzten Amöbe, deren Protoplast, wie fast bei allen Chrysomonaden ungemein rasch zerfiel, aufgehoben wurde.

Auch *Chrysarachnion* ist oligotherm. Darin gleicht es der Mehrzahl der Chrysomonaden. Es geht dies bereits aus dem Umstand hervor, daß es nur in den ersten Frühjahrsmonaten, Februar, März, auftritt und daß es speziell unter Eis gefunden wurde. Gegen Temperaturerhöhungen ist es sehr empfindlich. Ich glaube nach dem ganzen Verhalten schließen zu können, daß es kaum mehr als 8—10° verträgt. Sein Sauerstoffbedürfnis ist entschieden groß. Kleinere Netze — größere scheinen daran durch die Verhältnisse bei der Beobachtung gehindert zu werden — sammelten sich langsam, doch deutlich, um miteingeschlossene Luftblasen.

Es scheint mir ziemlich wahrscheinlich zu sein, daß *Chrysarachnion* verbreitet ist. Vor allen vermute ich sie in den kalten stehenden Gewässern der Gebirge wie des Nordens. Wahrscheinlich wurde es meist übersehen oder nicht beobachtet. Dafür spricht auch der Umstand, daß sie in den der Freilandbeobachtung ungünstigen Monaten auftritt und daß sie infolge der kleinen blassen Chromatophoren außerordentlich leicht zu übersehen ist. Abgestorbene Indivduen mit blauen Chromatophoren, die mehr auffallen, hat man gewiß bereits wiederholt gesehen und als irgendwelche unklassifizierbare *Micro-* oder *Clathrocystis* gedeutet.

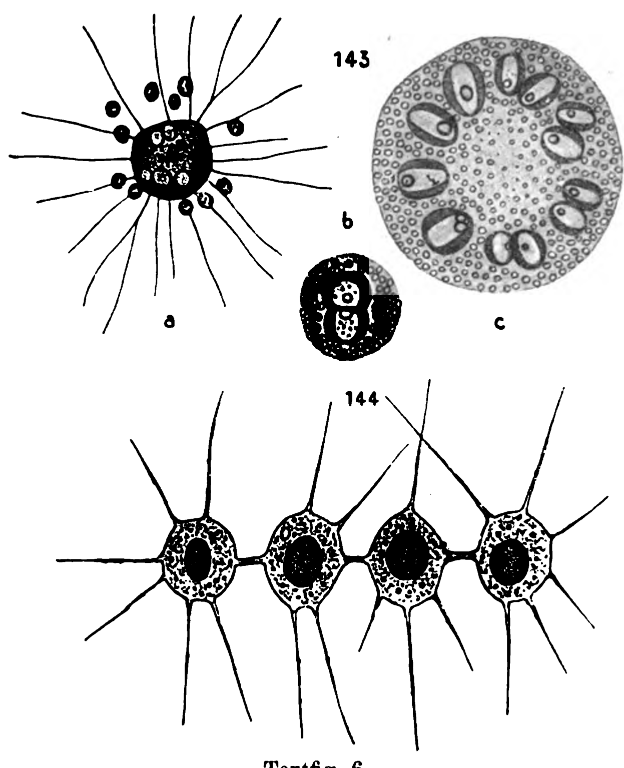
Stellung.

Unzweifelhaft gehört *Chrysarachnion* zu den Chrysomonaden. Und da wir ausschließlich die rhizopodialen Stadien kennen, so muß sie wohl zu den *Rhizochrysidinae* gestellt werden, unter welchen ich alle dauernd rhizopodialen Chrysomonaden zusammengefaßt habe. Einzellebende nackte *Rhizochrysidinae* bilden z. B. die Gattung *Rhizochrysis* Pascher, z. B. *Rhyzochrysis scherffelii* (während *Rhyzochrysis planktonica* Pascher kleine Nester bildet, ähnlich wie sie Scherffel vorübergehend für Ochromonaden beobachtet hat).

Unter diesen nackten *Rhyzochrysidinae* finden sich auch solche, die bestimmt geformte Kolonien bilden, kranzförmige wie *Chrysostephanosphaera* Scherffel, bei der die Einzelindividuen durch Gallerte zusammen gehalten werden.

Dagegen hängen die Einzelindividuen bei *Chrysidiastrum* LAUTERBORN in einer Reihe geordnet mit dem Rhizopodien zusammen. *Chrysidiastrum* bildet daher bereits ein Filarplasmodium.

Mit *Chrysidiastrum* scheint mir nun *Chrysarachnion* am meisten Ähnlichkeit zu haben, der Unterschied liegt nun darin, daß letztere flächige Netze hat, während *Chrysidiastrum* kettenartige Filarplasmodien bildet.



Textfig. 6.

Chrysostephanosphaera globulosa SCHERFFEL (143), eine Einzelzelle mit dem radspeichenartig abstehenden Rhizopodien, die äquatorial ausstrahlen. Die Einzelamöben sind kreisförmig in Gallerte gelagert. (Nach SCHERFFEL).
Chrysidiastrum catenatum LAUTERBORN (144), Einzelamöben mit radiär ausstrahlenden Rhizopodien. Die Einzelamöben mit wenigen Rhizopodien zu einer kettenartigen Kolonie vereinigt.

Gemeinsam ist allen die Bildung der Rhizopodien in der Äquatorialebene der Zelle, die selber plattgedrückt, ellipsoidisch bis plattenförmig wird. Aber gerade dieser Umstand ist gewiß sekundär und scheint eine zu wiederholten Malen verwirklichte Einrichtung

oder eine Konvergenzerscheinung zu sein: denn dadurch wird die Anordnung der Zellen in einer Ebene ermöglicht. Eine Anordnung, die speziell bei *Chrysarachnion* zu einer der sinnvollsten Einrichtungen für die reichliche Aufnahme organischer Nahrung geführt hat, die den Radnetzen der Spinnen direkt an die Seite gestellt werden kann, in einer Beziehung aber diese noch übertrifft, da das Netz bei *Chrysarachnion* nicht bloß das Auffangen, sondern auch noch die Aufdauung der gefangenen Organismen besorgt. In biologischer Hinsicht stellt *Chrysarachnion* gewiß die Höchstleistung in der Erstellung von Fangapparaten einer bestimmten Richtung zu Zwecken direkter animalischer Ernährung dar.

Leysin, (Schweiz), Beginn März 1916.

Erklärung zu Tafel 2.

Fig. 1. Teil eines Netzes, in dem sich eine *Chryptomonas* gefangen hat. Deutlich ist die radiäre Anordnung der Amöben und der Rhizopodien zu sehen. Um die *Chryptomonas* hat sich ein förmlicher Strahlenkranz von feinen Rhizopodien gebildet, die zahlreiche Anastomosen haben. Direkt an der *Chryptomonas* eine reichliche Plasmaanreicherung.

Fig. 2. Inäquale Teilung einer Amöbe; die Teilung des Chromatophoren unterbleibt, so daß eine der Tochteramöben farblos bleibt.

Fig. 3. Ein Stück eines Netzes, dessen Einzelamöben in Teilung begriffen sind, meist Zweiteilung, vereinzelt auch Dreiteilung.

Fig. 4. Dreiteilung, stärker vergrößert.

Fig. 5. Ein Stück eines großen Netzes.

Fig. 6. Ein abgestorbenes Netz; die Einzelamöben kugelig zusammengezogen, die Rhizopodien kaum mehr angedeutet, die Chromatophoren blau, so daß eine große Ähnlichkeit mit irgendeinem Blaualgenlager zustande kommt.

Die beigesetzten Strecken vergegenwärtigen immer einen Abstand von 10 μ.

Fusionsplasmodien bei Flagellaten und ihre Bedeutung für die Ableitung der Rhizopoden von den Flagellaten.

(Der „Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten" IV. Teil.)

Von
A. Pascher (Prag).

(Hierzu Tafel 3 und 20 Textfiguren.)

In den beiden ersten vorhergehenden Studien [1]) wurde der Nachweis erbracht, daß aus gefärbten Flagellaten rhizopodiale Organisationen hervorgehen, mit einer Organisationshöhe, die „echten" Rhizopoden völlig gleich kommt, sie auch noch übertrifft. Speziell *Rhizaster*, *Chrysocrinus*, *Chrysothylakion* zeigen dies. Für die Dinoflagellaten wurde an *Dinamoebidium* [2]) eine völlig rhizopodiale Form aufgewiesen. Alle diese Fälle betreffen aber die rhizopodiale Ausbildung des Einzelindividuums. Nun sind aber die Rhizopoden nicht immer bei der Ausbildung von Einzelindividuen stehen geblieben. Wir finden bei ihnen auch koloniale Aggregation. Es muß für

---

[1]) Siehe Studien über die rhizopodiale Entwicklung. Einleitung (über die Ableitung der Rhizopoden von Flagellaten) Bd. 36 S. 81.

I. Über einige rhizopodiale, Chromatophoren führende Organismen aus der Flagellatenreihe der Chrysomonaden Bd. 36 S. 92.

II. Über eine neue Amöbe *Dinamoeba* (*varians*) mit dinoflagellatenartigen Schwärmern Bd. 36 S. 118.

III. Rhizopodialnetze als Fangvorrichtung bei einer plasmodialen Chrysomonade Bd. 37 S. 15.

[2]) Da der Name *Dinamoeba* bereits vergeben ist, ändere ich den Namen in *Dinamoebidium* (*D. varians*) um.

das Problem der rhizopodialen Entwicklung der Flagellaten von ganz besonderer Bedeutung sein, wenn wir auch die vorgeschrittenen Stufen der rhizopodialen Entwicklung, die Ausbildung kolonialer Verbände, bestehend oder hervorgegangen aus rhizopodialen Einzelindividuen, nachweisen können, aus Einzelindividuen, die sicherlich mit gefärbten Flagellatenreihen in gesicherte Verbindung gebracht werden können.

In der Tat läßt sich zeigen, daß auch gefärbte Flagellatenreihen diese weitere Stufe rhizopodialer Entwicklung erreicht haben: die Plasmodienbildung mit all den damit zusammenhängenden Einrichtungen. Und zwar nicht nur Bildung von Filarplasmodien, sondern auch von echten Fusionsplasmodien.

Durch diesen Nachweis aber werden die Beziehungen zwischen Rhizopoden und Flagellaten noch enger gemacht.

In dieser Studie soll ein Fusionsplasmodium, aus der Verwandtschaft der Chrysomonaden beschrieben werden.

Bei der Besprechung dieses auffallenden Typus möchte ich die Reihenfolge in der Weise beibehalten, in der der Organismus und seine Entwicklungsgeschichte mir nach und nach bekannt wurden. Es soll dies deshalb geschehen, um an einem Beispiel zu zeigen, wie verwickelt auch bei einem freilebenden Organismus die Erkenntnisgeschichte sein kann und wie wichtig die möglichst lückenlose Lebend-Beobachtung dafür ist. Es erscheint mir dies um so notwendiger, als derzeit ein Bestreben vortritt, die Entwicklungsgeschichte möglichst durch eine Kombination gefärbter Präparate zu erschließen und ich mich nicht des Eindrucks erwehren kann, als würden dabei häufig die einfachsten Prinzipien der Wahrscheinlichkeit vernachlässigt. Ich bin davon überzeugt, daß eine Reihe von „gesicherten" Entwicklungscyklen falsch ist. Andererseits ist in vielen Arbeiten eine solche Flüchtigkeit der Beobachtung, eine solche Willkür der Kombination zu merken, daß derjenige Forscher, der von der Algologie zu den Flagellaten und Rhizopoden kommt, durch sie an die schlimmste Zeit des nun in der Algologie — leider noch immer nicht ohne Nachwehen — überwundenen Gattungs-Polymorphismus erinnert wird.

Myxochrysis paradoxa nov. gen. nov. spec.

Zelluläres Stadium.

Das erste, was von diesem Organismus gefunden wurde, waren ziemlich kleine Zellen, die einzeln oder zu wenigen anein-

andergelagert, eine derbe, rotbraune Membran hatten, so daß sie im optischen Querschnitte wie gekerbt aussahen (Fig. 1). Der Inhalt der Zellen war reich an roten oder gelben Ölen, daneben fanden sich glänzende Tröpfchen, auch Körnchen; am gequetschten Materiale konnte auch ein relativ großer, körniger Kern gesehen werden, sowie ein fahler, etwas bläulichgrüner, relativ kleiner Chromatophor. Diese Zellen erweckten völlig den Eindruck irgendwelcher grüner Algen, ob Heterokonten- oder Chorophyceen-Dauerstadien ließ sich nicht sagen, jedenfalls glichen sie sehr Dauerstadien von Algen, wie sie am Grunde stehender Gewässer sich nicht selten finden; und diese Deutung behielt ich zunächst bei.

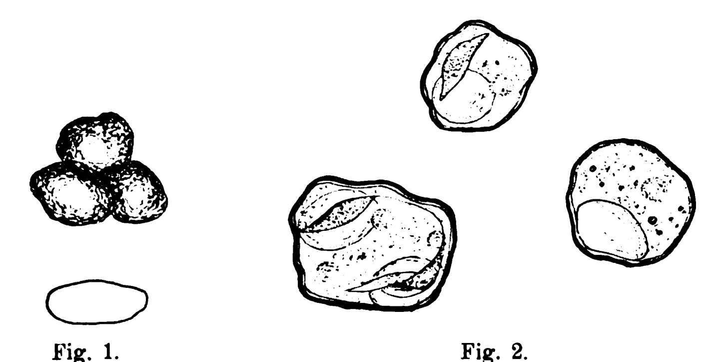


Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 1. Einige dickwandige Zellen, darunter der Umriß von der Schmalseite.
Fig. 2. Inhalt der dickwandigen Zellen; oben einkernig mit einem Chromatophoren, links mehrkernig mit mehreren Chromatophoren; rechts einkernig ohne Chromatophoren. In allen Zellen große Leukosinballen.

Daneben fanden sich auch in allen Übergängen dünnwandige Zellen, an denen sich aber zwei Dinge sehen ließen, die sich nicht in Einklang mit der Annahme „Dauerstadien irgendwelcher grüner Algen“ bringen ließen. Es fanden sich nämlich unter den Zellen, auch direkt im Zusammenhang damit solche, die morphologisch völlig mit den übrigen sich deckten, die aber nicht die Spur von einem Chromatophoren besaßen, also völlig farblos waren.

Dann aber auch solche, die nicht einen Zellkern aufwiesen, sondern mehrere, zwei, manchmal drei, einmal sogar vier — und zwar sowohl solche Zellen, die auch Chromatophoren hatten, als auch solche ohne Chromatophoren (Fig. 2).

Diese mehrkernigen, farbigen oder farblosen Zellen waren unzweifelhaft derselbe Organismus, wie die übrigen einkernigen und Chromatophoren führenden Zellen: sie glichen diesen in allen anderen

Punkten völlig, kamen mitten unter ihnen vor und bildeten mit ihnen zusammenhängende Komplexe.

Nun kommen farblose — Chromatophorenfreie — Dauerstadien bei Grünalgen nicht vor, mehrkernige sind zwar für einzelne Algen nachgewiesen, z. B. *Microspora*, sind aber morphologisch anders und treten vor allem nicht in derart „bunter Reihe" auf.

Damit war die ursprüngliche Annahme, es handle sich hier um Dauerstadien einer Grünalge unwahrscheinlich oder sogar hinfällig. Vorderhand war mit den Zellen nichts weiter anzufangen.

Flagellatenstadium.

Im selben Materiale fanden sich nun auch Chrysomonaden von *Chromulina*-artigem Aussehen. Relativ große, metabolische Protoplasten, basal verschmälert, nach vorne verbreitert und am Vorderende fast breitflächig, mit einer fast doppelt so langen Geißel, die in der Mitte der Vorderfläche einsetzte (Fig. 3). 1—3 pulsierende Vacuolen waren da, eine oder zwei vorne, eine mehr in der Mitte, kleinere und größere Leukosinbällchen, das Plasma auffallend hell, mit einem ziemlich großen, granulierten, in der vorderen Hälfte nicht sehr regelmäßig gelagerten Kern und einem kleinen wandständigen Chromatophoren in der Form eines gebogenen Plättchens. Die ganze Monade erinnerte an verschiedene Chromulinen, speziell an *Chromulina commutata* Pascher (= *Chromulina nebulosa* im Sinne Iwanoffs aber nicht *Chromulina nebulosa* Cienkowsky und im Sinne Scherffel's). Diese Monaden waren ziemlich groß, 10—12 μ lang.



Fig. 3a. Fig. 3b.
Zwei Schwärmer, einer mit, einer ohne Chromatophoren; letzterer hat basal eine Diatomee aufgenommen.

Die Vermehrung dieser Monade erfolgte offenbar im beweglichen Zustande, denn es ließen sich Teilungsstadien finden.

Neben dieser Chrysomonade waren auch noch andere vorhanden, spez. festsitzende Dinobryen, dann aber auch andere Flagellaten, z. B. die merkwürdige *Vacuolaria* u. a.

Bei einer weiteren Probe waren nun wieder die vorbeschriebenen braunen Zellen, einzeln oder zu mehreren vereinigt, vorhanden. Unter ihnen aber auch solche, deren Membran relativ dünn und durchsichtig war, so daß zum Erkennen des Inhalts kein Zerquetschen notwendig war. An solchen waren nun die Chromatophoren gelbbraun, von der Farbe der Chrysomonaden-Chromatophoren. Nun erklärte sich

auch die Tönung der grünen Chromatophoren an den zerquetschten Zellen: hier war eben der Protoplast so stark beschädigt, daß der Chromatophor abgestoßen war und sich damit auch seine Farbe geändert hatte, wie es bei den Chrysomonaden regelmäßig geschieht.

Es lag nun allerdings nahe anzunehmen, daß die beschriebenen Monaden in Zusammenhang mit den braunen Zellen ständen, um so mehr, als sich unter letzteren auch leere, mit aufgerissener Membran befanden. Zu dieser Annahme war ich um so mehr geneigt, als ich bei der kurz vorher gefundenen *Chrysophaera* — einer kugeligen braunen Alge — ebenfalls Chrysomonaden-Schwärmer nachweisen konnte.

Es gelang nun auch tatsächlich den genetischen Zusammenhang zwischen den Monaden und den ruhenden Zellen nachzuweisen. Es konnte mehrmals das Austreten dieser Monaden aus den Zellen gesehen werden, wobei die Membran unregelmäßig unter partieller Verschleimung aufriß; spez. schienen die inneren Partien der Membran durch ihr Verquellen am Austreiben der Monaden tätig zu sein. Aus Zellen, die Chromatophoren besaßen, traten Monaden mit Chromatophoren aus (Fig. 4), aus solchen ohne, farblose. Es gab also auch farblose Monaden, die ich vorher nicht beobachten konnte.



Fig. 4.

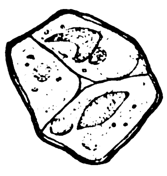


Fig. 5.

Fig. 4. Austritt eines Schwärmers aus einer dickwandigen Zelle.
Fig. 5. Eine mehrkernige dickwandige Zelle, deren Inhalt sich in einkernige, teils chromatophorenhaltige, teils farblose Protoplasten aufspaltete.

In Zellen, die mehrkernig waren, wurden offenbar mehrere Schwärmer gebildet. In solchen Zellen spaltete sich das Plasma in die entsprechenden Portionen auf, die einzelnen Portionen traten als Schwärmer aus. Auch hier geschah es nicht selten, daß weniger Chromatophoren als Kerne vorhanden waren, ich sah mehrmals aus solchen Zellen neben 1 oder 2 gefärbten Schwärmern einen oder mehrere o h n e Chromatophoren austreten (Fig. 5).

Damit schien nun zunächst der Ring gesichert: aus den braunen Zellen bildeten sich je nach der Zahl der Kerne und Chromatophoren Schwärmer aus, — der Organismus verhielt sich demnach genau so wie eine zoosporine Protococcale oder die vorerwähnte *Chrysosphaera*.

Und unsere braunen Zellen könnten zur entsprechenden Familie der von mir gefundenen zellulär gewordenen, einzellig gebliebenen Chrysomonadinen, also als braune Alge zu den *Chrysosphaerales* Pascher, spez. zu den *Chrysosphaeracaee* eingestellt werden.

Und doch schien es sich nicht so zu verhalten. Vor allem konnte nicht beobachtet werden, daß die Schwärmer sich wieder in zelluläre Stadien umwandelten, das Bewegungsvermögen einbüßten, sich abrundeten und mit einer Membran umgaben. Dann aber wollte der Umstand nicht dazu passen, daß auch mehrkernige Zellen vorhanden waren. Mit letzterer Tatsache hätte man sich eventuell mit der Annahme abfinden können, daß diese mehrkernigen Zellen ursprünglich einzellig waren, aber dann die Kernteilung eingeleitet und durchgeführt hätten, ähnlich wie auch *Chrysosphaera* und auch die parallel dazu stehenden grünen Protococcales kurz vor der Schwärmerbildung mehrere Kerne und damit auch mehrere Schwärmer ausbilden. Aber diese Annahme war nicht befriedigend — warum taten dies nur relativ wenig Zellen, während die meisten Zellen ohne vorhergehende Teilung direkt einen einzigen Schwärmer lieferten. Und warum beteiligten sich ferner nicht auch die Chromatophoren an diesen Teilungen, so daß so häufig in solchen Zellen neben gefärbten Schwärmer auch farblose auftreten? All das wollte so gar nicht recht in die Annahme, es handle sich um eine zellulär gewordene Chrysomonade, ähnlich *Chrysosphaera*, passen. Dazu kam noch der Umstand, daß in gleichen Zellkomplexen neben gefärbten Zellen auch farblose vorkamen, obwohl gewiß auch bei anderen gefärbten Algen, wenn auch selten und mehr in der Kultur als im Freiland, neben gefärbten Formen auch plötzlich entstandene farblose, apochromatische, vorkommen. Die Sache hat aber gerade in diesen Fällen ein anderes Aussehen.

Amöbenstadien.

Nun konnte aber nie das Zellulärwerden der Schwärmer gesehen werden. Im Gegenteil, die *Chromulina*-artigen Schwärmer, ob farblos oder gefärbt, behielten die Beweglichkeit bei, es konnte deutlich beobachtet werden, daß der Protoplast mit der Zeit immer mehr amöboid wurde, schließlich verlor sich die Geißelbewegung ganz, das Flagellatenstadium war völlig amöboid geworden. Und es machte ganz den Eindruck, als ob dieses Amöbenstadium das normale vegetative Stadium wäre; die Amöbe nahm organische Körperchen, Bakterien, kleine Algen auf und vergrößerte sich zusehends. Die farblosen

Formen waren von „echten" Amöben nicht zu unterscheiden, die anderen dokumentierten sich durch ihre Chromatophoren als ursprüngliche Chrysomonaden.

Nun schien es das Wahrscheinlichste zu sein, daß dieser Organismus sein vegetatives Leben amöboid verbringt, zuzeiten in zelluläre Dauerstadien übergeht, aus denen er zur ursprünglichen Monadenform als Schwärmer zurückkehrt um sich nach relativ kurzer Schwärmerzeit, eventuell nach wiederholten Teilungen, in das eigentlich vegetative Stadium, die Amöbe, umzubilden.

Aber auch diese Annahme stößt auf große Schwierigkeiten: die Cysten der Chrysomonaden sehen anders aus, sind Silikatcysten und dabei einkernig. — Außerdem bilden sie in ihrer typischen Ausbildung nie Zellaggregate. Schließlich ließen sich an den Zellmembranen der Dauerzellen einwandfrei weder Cellulosen noch Pektine nachweisen, vielmehr war ihre Grundsubstanz eiweißartig.

Damit stockte die Untersuchung von neuem. Einige weitere Proben ergaben nichts Neues. Die Form der Dauerzellen gab zu denken; sie waren alle mehr platt, auf einer Seite flach, auf der anderen gewölbt. Einige Zellen waren polygonal abgekantet, standen also unter seitlichem Druck, während andere diese Abplattungen nicht an allen Kanten zeigten, sondern auf einer Seite, da wohl ohne Druck gebildet, nicht abgekantet waren. Das alles ließ aber annehmen, daß die Zellen auf einem Substrat (daher die flache Unterseite) zu mehreren dicht nebeneinander, also unter seitlichem Druck gebildet wurden. Die zentralen waren abgekantet, die peripheren an ihren freien Seiten aber gewölbt. Dabei zeigten die letzteren Zellen meist eine geringere Höhe als die gekanteten.



Fig. 6. Mehrere dickwandige Zellen, durch den Rest einer alten, gemeinsamen Hülle zusammengehalten.

Nun fanden sich aber in einer Probe Aggregate aus 2 oder 3 nebeneinanderstehenden Zellen, die an der gewölbten Seite unregelmäßige, verschrumpfte Auflagerungen (Fig. 6) hatten, die krustenartig mehrere solcher Zellen überdeckten und zusammenhielten; diese Auflagerungen waren braun und hatten deutlich Eisen-Auf- oder Einlagerungen. Das wiederholte sich so häufig, daß schließlich fast sicher feststand, daß die braunen Zellen nicht frei, sondern innerhalb einer derben, außen braun inkrustierten, Hülle gebildet wurden, innert welcher sie sich preßten. Diese Hülle zerriß aller Wahrscheinlichkeit

nach später; dadurch wurden die Zellen frei, während an ihnen Stücke der zerbrochenen primären Hülle haften blieben.

Das sprach nun wieder in bestimmtester Weise dafür, daß weder die braunen Zellen, noch die Flagellatenstadien, noch die Amöbenstadien, soweit beobachtet, das eigentliche vegetative Stadium darstellen, sondern daß vielmehr das eigentliche vegetative Stadium in direkten Zusammenhang mit den braunen eiseninkrustierten Hüllen gebracht werden muß, entweder direkt mit ihnen zusammenhängt oder diese Hüllen beim Abschluß des vegetativen Lebens und vor der Ausbildung der braunen Dauerzellen ausbildet.

Plasmodiokarpien.

Jedenfalls war ein neuer Weg gegeben. Zunächst wurde eifrig nach Stadien gesucht, die innert einer derartigen Hülle solche Dauerzellen enthalten. Solche fanden sich aber nicht frei. — Schließlich fielen derbe Inkrustationen auf, die merkwürdig beulig auf *Chara*, *Dichotomosiphon*, auf größeren Detrituspartikeln saßen. — Sie waren

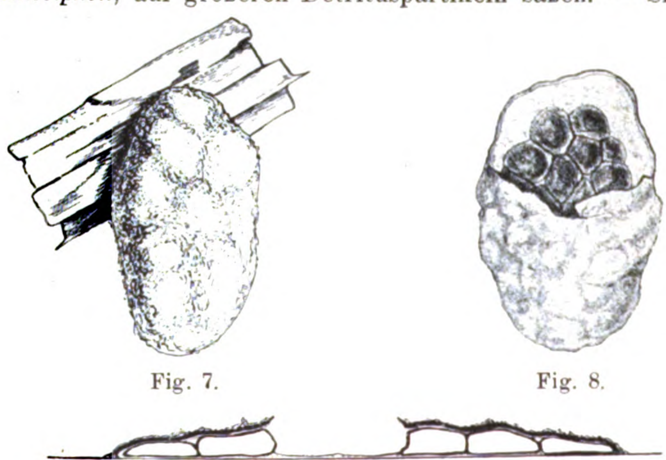


Fig. 7. Fig. 8.

Fig. 8a.

Fig. 7. Encystiertes dickwandiges Stadium (encystiertes Plasmodium).
Fig. 8. Encystiertes, dickwandiges Stadium, im Innern mit zahlreichen dickwandigen Zellen.
Fig. 8a. Ein encystiertes, dickwandiges Stadium mit zahlreichen Cysten im schematischen Längsschnitt.

manchmal sehr groß, manchmal aber auch ganz klein. Im Umriß waren sie meist länglich, mit leichten, doch breiten, Auslappungen (Fig. 7); nie hatten sie die tiefbraune Verfärbung starker Inkrustationen; Eisenoxydhydrat war mehr partikelchenweise aufgelagert, während

dazwischen hellere, wenn auch runzlige oder rissige Membranstellen waren. Dabei waren diese Membranen wohl ziemlich derb, doch nicht eigentlich spröde, wenn auch relativ leicht zerreibbar. Einzelne stellten direkt flache unregelmäßige Hohlräume dar, die mit unregelmäßigen Rissen nach außen mündeten. Sie waren völlig leer. Andere aber zeigten sich bei der Zertrümmerung erfüllt mit eben jenen rätselhaften braunen Zellen, die, wenn in großer Zahl vorhanden — 7—19 oder noch mehr, sich gegenseitig abplatteten (Fig. 8); in kleinen Formen ober oft nur 2—5, ja manchmal nur eine solche Dauerzelle enthielten.

Damit war einwandfrei gezeigt, daß die braunen Zellen auf einen Organismus zurückgehen, der am Schlusse seiner Vegetationszeit derartige flache, inkrustierte, unregelmäßige Hüllen bildet, in denen die braunen Dauerzellen gebildet werden. Aus der Beschaffenheit des Inhaltes der Dauerzellen, der Schwärmer, wie der Amöben war anzunehmen, daß hier eine noch unbekannte Entwicklungsform von Organismen vorliegt, die engste verwandtschaftliche Beziehungen zu den Chrysomonaden hat.

Aus dem Umstande aber, daß leere Hüllen vorhanden waren, die außer Rissen keine Veränderung zeigten, während die Hüllen mit Cysten unregelmäßig zerbrachen, konnte auch gefolgert werden, daß dieser Organismus auch in diesem Stadium noch eine andere Vermehrungsweise haben müsse, als durch Dauerzellen. Es lag nahe zu schließen, daß aus den Rissen der Protoplast in selbstbeweglicher Form, sei es als Ganzes, sei es aufgeteilt entweder in der Form von Amöben oder auch von Schwärmern austreten könne In diesen Fällen würde dann das Stadium der braunen Dauerzellen nicht immer, sondern nur infolge innerer oder äußerer Faktoren gebildet worden sein, während normalerweise die Stadien ausgeschaltet würden.

Nun erinnerte mich die Form der an den Dauerzellen klebenden Fetzen lebhaft an ein Dauerstadium bei den Myxomyceten, das von manchen Gattungen regelmäßig, von anderen aber nur gelegentlich gebildet wird. Es sind dies die sogenannten Plasmodiokarpien, zu denen das in Fluß befindliche Plasmodium unter Ausbildung einer festen, oft spröden, Hülle sozusagen erstarrt. Innerhalb dieser Plasmodiokarpien kontrahiert sich das Plasma und umgibt sich nicht selten mit einer neuen Hülle. Dann zerklüftet sich das Plasma,

teilt sich in einzelne Portionen auf, die sich mit einer derben Membran umgeben und Cysten liefern. In dieser Weise verläuft grob morphologisch ausgedrückt die Bildung dieser Plasmodiokarpien. Zwischen diesen Plasmodiokarpien und den besprochenen Hüllen besteht nun allerdings eine verblüffende, wenn auch vielleicht nur äußere Ähnlichkeit, obwohl hier nur einfache Membranen nachzuweisen waren. Beiden gemeinsam ist auch der Umstand, daß innert dieser Hülle Dauerstadien — Sporen — ausgebildet werden. In keiner Weise aber berechtigt dieser Umstand allein zu vermuten, auch unserem Organismus läge irgendeine plasmodiale Organisation zugrunde. Denn, und analoge Beispiele unter den Grünalgen zeigen dies, derartige innerhalb einer gemeinsamen Membran gebildete zelluläre Stadien, seien es Ruhesporen oder direkt keimende Zellen, können genau so gut von einem Organismus gebildet werden, der normalerweise einkernig ist, und erst kurz vor Bildung der endogenen Zellen und zu diesem Zwecke wiederholte Kernteilung einleitete.

Erst die Tatsache, daß viele dieser Dauerzellen mehrkernig waren, läßt eine solche Vermutung aufkommen. Denn wir haben sowohl unter den vielkernigen Grünalgen, spez. den Siphonales, auch unter den Botrydiaceen, aber auch unter dem vorerwähnten Dauerplasmodien, den Plasmodiokarpien der Myxomyceten, ebenfalls die gelegentliche Bildung mehrkerniger, innerhalb der gemeinsamen Hülle gebildeter Dauerstadien, die dadurch zustande kommen, daß das vielkernige Protoplasma sich in kleinere mehrkernige Portionen aufteilt, die sich zusammenziehen und schließlich mit einer derben, oft geschichteten oder skulpturierten Haut umgeben.

Und zwischen diesen mehrkernigen Dauerstadien und den mehrkernigen braunen Zellen unseres Organismus besteht unzweifelhaft eine Ähnlichkeit, ja sogar eine morphologische Übereinstimmung.

Mehr ließ sich aber in diesem Jahre nicht gewinnen. Mit der rasch zunehmenden Wärme verschwanden in kurzer Zeit die Amöben sowohl, wie auch die Dauerzellen, die wahrscheinlich um so viel mehr im Wasser zerstreut wurden, je älter sie wurden. Die Sache mußte aufgeschoben werden.

Plasmodien.

Im nächsten Jahre war alles Suchen vergebens, weder Flagellaten, noch Amöben, noch Dauerzellen konnten gefunden werden, ebensowenig die bereits erwähnten brauninkrustierten Hüllen, in denen sich die Dauerzellen befanden. Erst viel später konnten die Untersuchungen wieder aufgenommen werden. Eine Reihe von



Proben brachte gar kein Material, erst nach einigen Tagen fanden sich sehr vereinzelt Amöben, mit der gleichen Morphologie der bereits Beschriebenen. Aber keine Dauerzellen, keine Schwärmer, dafür aber leere schwach inkrustierte Hüllen. Da es nicht unwahrscheinlich war, daß die Zeit (Febr.) noch zu früh lag, so wurde im März wieder gesucht. Und jetzt gab es vollen Erfolg. Die einzelnen Proben enthielten Amöben und Schwärmer, aber keine Dauerzellen. Möglicherweise war es für diese gerade noch zu früh.

Dafür aber krochen im Material, wenn auch sehr langsam, plumpe Plasmamassen herum, die sich oft stundenlang kaum von der Stelle bewegten. Sie erinnerten sehr an die Pelomyxen, waren ebenso derb, besaßen aber eine deutlich differenzierte Hülle, die außen, wenn auch nur spärlich, kleine Eisenoxydhydratkrümelchen trug und auch sonst leicht gelbbräunlich gefärbt war. Die Pseudopodien waren sehr plump, breit, bildeten sich relativ langsam und verschwanden ebenso, manchmal bestand der ganze Organismus nur aus einigen Pseudopodien, die in der Mitte zusammenhingen (Fig. 9 u. 10).

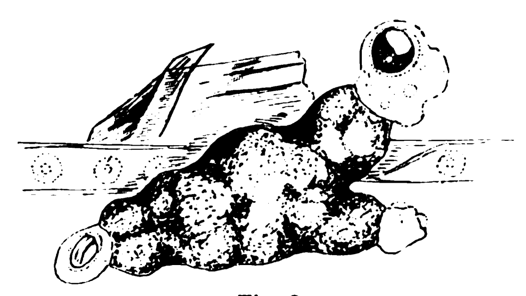


Fig. 9.
Großes, dickhäutiges Plasmodinm, auf Detritus kriechend, mit mächtigen Pseudopodien; Nahrungsvakuolen.

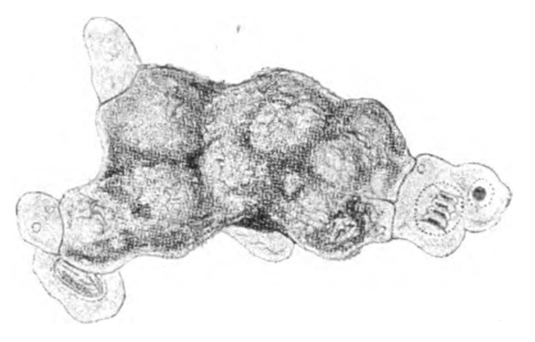


Fig. 10. Großes dickhäutiges Plasmodium.

Der Protoplast selber war sehr merkwürdig. Das Plasma war ziemlich klar, feine Stränge und Körnchenzüge waren deutlich, dauerte die Beobachtung sehr lang oder trat Erwärmung ein, dann schlossen sich die Stränge zu Waben zusammen, die dicht unter der Hülle deutlicher wurden. Im Plasma fanden sich kleine Öl- und Fetttröpfchen (Osmium, Sudanrot III), kleine rote Kügelchen, die sich

nicht mit Os schwärzten, ferner kleine Ballen, die sich wie Leukosin verhielten (Fig. 11, 12).

Eine große Zahl kontraktiler Vacuolen, die unregelmäßig und zusammenhangslos pulsierten, war ziemlich ungleichmäßig im Plasma verteilt. Ebenso relativ große, körnige ellipsoidische Kerne, die ebenfalls keine bestimmte Anordnung hatten; in kleineren Individuen fanden sich nur 2—3, in anderen aber dafür bis 30 und noch mehr. Oft stand die Größe der Individuen in gar keinem ausgesprochenen Verhältnis zur Zahl der Kerne. In verhältnismäßig kleinen Individuen drängten sich manchmal förmlich die Kerne, während in viel größeren oft nur wenige vorhanden waren.



Fig. 11.
Plasmodium im Längsschnitt (kombiniert).



Fig. 12.
Aufsicht auf ein Plasmodium, zahlreiche kettenartig verbundene Chromatophoren, zahlreiche Kerne, kontraktile Vakuolen, Leukosinballen. Durchbruch eines großen Pseudopodiums mit aufgenommener Diatomee.

Der Organismus war demnach als ein Plasmodium anzusprechen und verhielt sich auch wie ein solches.

War nun schon dieser Umstand für einen derart freilebenden Organismus auffallend, so wurde die Sache dadurch förmlich rätselhaft, daß im Plasma eine Menge Chromatophoren mit gelbbrauner Farbe vorhanden waren. Die einzelnen Chromatophoren waren sehr ungleich, dabei relativ klein, plättchenförmig, flach oder schwachgebogen mit meist elliptischem Umriß und oft spitzigen Enden. Sie waren nicht sehr intensiv gefärbt. Besonders auffallend war die Tatsache, daß sie teilweise allem Anscheine nach miteinander verbunden uud nicht scharf voneinander abgegrenzt waren. Dabei bestand auch gar keine Beziehung zwischen der Zahl der Kerne und der Zahl der Chromatophoren, sie stimmten fast nie überein, im Gegenteile, es ergaben sich oft große Abweichungen. Oft hatten ganz große Plasmodien nur ganz wenige Chromatophoren.

Die Ausbildung der Plasmodien schwankte sehr, die größten maßen bis 80 μ oder noch mehr, die kleinsten hatten kaum 15 μ im

Durchmesser; oft waren die Hüllen bereits an kleinen Exemplaren dunkel inkrustiert, oft waren große noch ganz hell.

Ernährung der Plasmodien.

Die Ernährung erfolgt wegen des Besitzes wohlausgebildeter Chromatophoren wohl auch holophytisch. Sehr ausgiebig war aber die animalische Ernährung. Auch sie erfolgte durch Ausbildung von Pseudopodien. Diese bildeten sich aber nicht wie die anderen Pseudopodien mit der Hülle. Im Gegensatze dazu wurde die Hülle durchbrochen, glashelles, ungemein rasch bewegliches Plasma strömte hervor, das lebhafteste Strömung zeigte, ein plumpes Pseudopodium wurde gebildet, das sich rasch auslappte und die Objekte, seien es kleine Flagellatten, vor allem aber Diatomeen, Grünalgen und Blaualgen, aber auch andere Körper, wie Trümmer von Zellfäden oder Gewebereste mit toten, aber nicht leeren Zellen, aufnahm. Dieselbe Art Ernährungspseudopodien zu bilden, haben ja auch viel derbbehäutete Mastigamöben. Größere Körper wurden in der Regel außerhalb der Hülle aufgedaut; während dieses Prozesses bildete das Pseudopodium eine knopfartige Vorwölbung vor der Hülle, in der sich deutlich die Verdauungsvacuole um den Gegenstand herum abhob. Kleinere Körper können aber wohl ins Innere der Hülle gebracht werden, wenigstens fanden sich im Plasma nicht selten kleine Algen. Die Aufnahme animalischer Körper war oft unglaublich groß.

Diese Ernährungpseudopodien wurden dabei nicht nur am Rande des Plasmodiums gebildet, sondern auch am Rücken, oft zu mehreren dicht nebeneinander, so daß nicht selten die ganze Hülle mit solchen Pseudopodien besetzt war.

Interessant ist jedenfalls die Tatsache, daß Stoffe, die von organischen Körperchen ausgehen, die Bildung anderer Pseudopodien auslösten, als die bloß lokomotorischen Reize, und es wäre eine interessante Frage gewesen, welche Stoffe eine derartig gewaltige Veränderung der Oberfläche herbeiführen können. Dazu langte aber weder das Material, noch die im Freilande gegebene Möglichkeit.

Dieser auffallende Organismus, der, wie ich vermute, vielleicht schon oft mit *Pelomyxa* verwechselt wurde oder den der Beobachter als irgendeine Form von *Pelomyxa* ansah, besitzt gewisse Eigentümlichkeiten, die bei näherer Betrachtung zu denken geben. Jedenfalls stellt das beobachtete Stadium das normalvegetative Stadium



dar. Zu denken gibt aber die häufige Inkongruenz zwischen der Zahl der Chromatophoren und der Kerne. Während bei chromatophorenführenden Organismen meist eine Beziehung zwischen Kern- und Chromatophorenteilung besteht, läßt sich eine solche Beziehung hier unmöglich annehmen. Dagegen spricht der Umstand, daß vielkernige Individuen oft nur ganz wenige Chromatophoren besaßen, während das umgekehrte Verhältnis — Individuen mit wenig Kernen und vielen Chromatophoren — nicht vorkam. Das schloß aber nicht aus, daß manche spez. kleine Exemplare gleich viel Kerne und Chromatotophoren besaßen, so daß hier die Annahme wohl gerechtfertigt erscheint, daß bei manchen von ihnen Chromatophoren- und Kernteilung gleichzeitig stattfand.

Es liegt auch der Gedanke nicht ferne, daß die Bildung größerer Stücke nicht nur durch Kern- und Chromatophorenteilung innert der Hülle ohne Trennung der Protoplasten erfolgen kann, sondern auch durch Fusion kleinerer Exemplare, von denen das eine vielleicht Chromatophoren, das andere keine besitzt. Dadurch ließe sich die Differenz zwischen der Zahl der Chromatophoren und der Kerne eine Differenz die um so größer werden mußte, je mehr Teilungen stattfanden, am plausibelsten erklären.

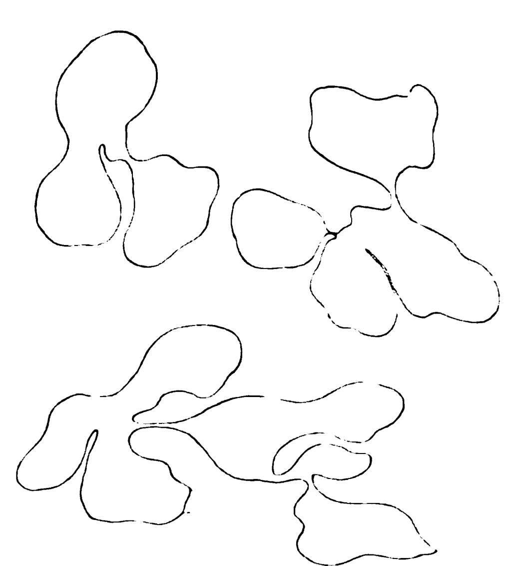


Fig. 13. Verschiedene Fragmentationsstadien.

Fragmentation der Plasmodien.

Nun war es Tatsache, daß bei großen Exemplaren, die reichliche Bewegungspseudopodien bildeten, leicht eine Fragmentation eintrat, in der Weise, daß die ohnehin manchmal schmale Brücke zwischen Pseudopod und Zentralprotoplast abgebrochen und das Pseudopodium abgeschnürt wurde. Das war um so leichter möglich, als ja im Pseudopodium regelmäßig ein oder mehrere Kerne, nicht immer aber Chromatophoren vorhanden waren. Dabei wurden tatsächlich Chromatophorenfreie Ableger gebildet, die wie ihr ursprüngliches Stammexemplar

weiterlebten. Oft fand diese Fragmentation, denn von „Sprossung“ wird man hierbei füglich nicht sprechen können, in sehr reichem Maße statt, oft so sehr, daß mehrere Ableger gebildet wurden und der rückbleibende Rest nicht größer war, als einer der Ableger (Fig. 13).

So war jedenfalls eine Form der Vermehrung, wie auch die Bildung farbloser Individuen gesichert.

Fusion der Plasmodien.

Nun wurde eifrig danach gesucht, ob nicht Fusion von Einzelindividuen stattfinden könne. Einzelstadien konnten nicht beweisbürgend sein, da fast vollständige Fusionen eben so leicht als beginnende Abtrennungsstadien gedeutet werden können. Es wurden nun zahlreiche Stücke, die den Eindruck aneinanderhängender Einzelindividuen machten, in continuo beobachtet. Großteils handelte es sich aber um Abtrennungen, die mit der völligen Durchtrennung der beiden Portionen endeten. Andere machten zwar den Eindruck von Fusionen, waren aber keine solchen, sondern es handelte sich hierbei um fast völlig abgetrennte Ableger, die gewissermaßen im letzten Moment wieder eingezogen wurden.

Schließlich ließ sich aber einwandfrei die Fusion nachweisen. Es gibt sicher äußere Bedingungen und auch innere, die die Fragmentation begünstigen und andere, die die Fusion begünstigen, deshalb kamen zeitweise fast ausschließlich Fragmentationen vor, zeitweise waren nur Anfangsstadien von Fusionen zu sehen. Damit hingen gewiß die vielen vergeblichen Versuche zusammen.

Es ließ sich nun einwandfrei zeigen, daß tatsächlich, ja zeitweise häufig, Fusionen vorkommen. Dabei sind sie nicht auf Individuen bestimmter Größenklassen beschränkt, sie fanden sich durch alle Größen realisiert. Sehr häufig fusionierten kleine mit ganz großen, die allerdings auch wieder durch Fragmentation Ableger abgaben. Zuerst beobachtete ich nur solche, bei denen kleine mit großen verschmolzen, Fusionen zwischen ganz kleinen sah ich nur wenige Male, wohl auch deshalb, weil ganz kleine Stadien von vornherein seltener sind. Sicher konnte gesehen werden, daß auch farblose mit gefärbten verschmolzen; farblose untereinander sah ich zufällig nicht, es steht aber gar nichts im Wege anzunehmen, daß es natürlich auch hier der Fall ist.

Durch die Fusion farbloser und gefärbter Plasmodien erklärt sich nun auch leicht das so sehr wechselnde Verhältnis zwischen der Chromatophoren- und Kernzahl.

Die Verschmelzung selbst erfolgte sehr rasch. Die Individuen berührten sich mit größerer oder kleinerer Fläche und preßten sich stark aneinander. Dann verschwanden plötzlich die beiden Membranen der Druckstelle und es erfolgte sofort lebhafteste Plasmaströmung. Vom Moment des Durchbruchs an vergrößerte sich die Verbindung immer mehr und mehr, so daß schließlich nur mehr eine leichte Einschnürung und schließlich auch diese nicht mehr zu sehen war (Fig. 14). Wie die beiden Hüllen mitsammen verschmolzen, vermag ich nicht zu sagen, Tatsache ist, daß vom Moment des Durchbruchs an der Berührungsstelle keine Abgrenzung mehr zwischen den beiden Hüllmembranen zu sehen war. Die Verschmelzung auch großer Stücke war innerhalb 20—50 Sekunden, meist aber noch rascher, vollzogen.

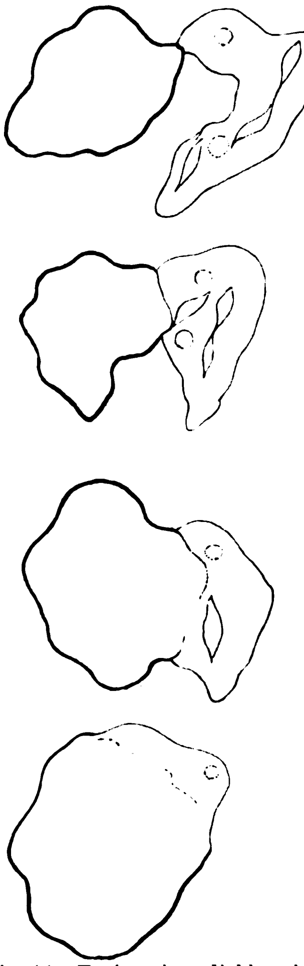


Fig. 14. Fusion eines dickhäutigen (Fragmentation) und eines jungen Plasmodiums. 4 Stadien; gleiche Orientierung der Pseudopodien als gleichmäßige Reaktion auf einen äußeren Reiz.

Durch das Zustandekommen solcher Fusionen findet aber noch eine morphologische Eigentümlichkeit der Plasmodien ihre Erklärung. Ich erwähnte früher, daß die Chromatophoren meist zu mehreren hintereinander durch hyaline Plasmabrücken verbunden waren. Im allgemeinen schien nun die Zahl der Chromatophorenketten der Zahl der Fusionen gefärbter Plasmodien zu entsprechen, da sich die Chromatophorenbänder verschiedener Plasmodien meist nicht aneinanderkoppeln.

Neben dieser Größenzunahme der Plasmodien durch Verschmelzung miteinander erfolgt aber auch gewiß eine ausgiebige Vergrößerung durch eigene Protoplasmavermehrung und Kernteilung. Wenn ich auch den Kernteilungsprozeß als solchen nicht verfolgen konnte, mir kam es zunächst auf die Klarlegung

des Entwicklungscyklus in vivo an, so konnte ich doch oft dicht nebeneinandergelagerte Kernpaare sehen, während die Chromatophoren alle Stadien der Durchschnürung in zwei Tochterchromatophoren zeigten, so daß also auch hier Kern und Chromatophorenvermehrung gekoppelt zu sein scheinen. Derartige mit Kernpaaren versehene Stadien sah ich immer nur frühmorgens, die Teilung selbst scheint demnach sich in der Nacht zu vollziehen.

Was nun dieser plasmodiale Organismus mit den vorherbeschriebenen Einzelzellen und Plasmodiokarpien auffallend gemeinsam hatte, war die Hülle, die sowohl in ihren Umrissen, vor allem aber auch in der Art der Eisenauflagerungen mit jenen Hautfetzen übereinstimmte, die manchmal mehrere der eingangs beschriebenen braunen Dauerzellen einseitig überzogen. Diese Übereinstimmung war so groß, daß es nicht möglich gewesen wäre, isolierte Hüllenstückchen diesem oder jenem zuzuschreiben.

Dann aber besaßen die Plasmodien ebenfalls die relativ großen ellipsoidischen, körnigen Kerne, wie sie sowohl die Dauerzellen, wie auch die im Zusammenhang stehenden Schwärmer resp. kleinen Amöben hatten. Ferner waren hier auch die kleinen Chromatophoren vorhanden. Es fragt sich nur, ob diese Übereinstimmungen genügen, einen Zusammenhang zwischen all diesen Formen anzunehmen; obwohl für eine solche Annahme gesprochen hätte — ich verweise auf das früher Gesagte —, daß sowohl farblose, wie auch Chromatophoren-führende Dauerzellen, farblose wie auch gefärbte Amöben nachzuweisen und vor allem, daß es nicht nur ein- sondern auch mehrkernige Dauerzellen gab, bei denen ja ebenfalls keine konstanten Verhältnisse zwischen Chromatophoren und Kernen vorhanden waren, — Eigenheiten, die wie bereits versucht, möglicherweise darin eine Erklärung finden könnten, daß die braunen Zellen eigentlich Dauerzellen seien, die durch unregelmäßige Spaltung eines plasmodialen Protoplasten mit nachträglicher Encystierung der Teilstücke entstanden waren.

Jedenfalls sprach von beiden Richtungen her manches für die genetische Zusammengehörigkeit von Plasmodien und Dauerzellen, wie auch von Plasmodien, Amöben, Schwärmern und Dauerzellen.

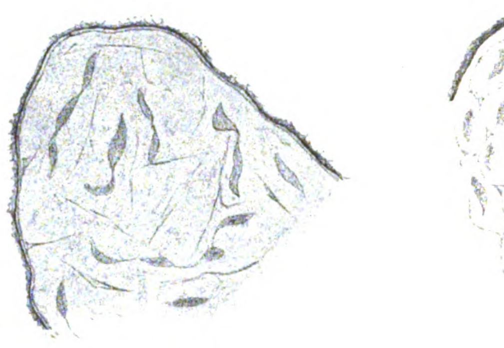
Sicherzustellen war allerdings ein solcher Zusammenhang nur durch den Nachweis, daß einerseits derartige Plasmodien Dauerstadien liefern, die mit den braunen Zellen identisch wären, andererseits aus den Amöben, die direkt oder indirekt auf dem Um-

weg über Schwärmer aus den Dauerzellen hervorgehen, irgendwie diese Plasmodien entstünden. Kaum zu erwarten war allerdings die völlige Beobachtung des ganzen Cyklus an einem Individuum.

Jedenfalls ergaben sich zwei klare Wege, die beide zum selben Resultate führen, eventuell die ganze Untersuchung abschließen konnten.

Da die Plasmodien relativ reichlich waren, wurde zunächst der einen Frage nachgegangen. Die Beobachtungen blieben erfolglos bis unerwartet wieder neben den Plasmodien jene festsitzenden Hüllen zum Teil leer, zum Teil aber mit braunen Dauerzellen zu finden waren. In der Zeit wurde nun wieder spez. auf Plasmodien geachtet, die mit den leeren Hüllen auf verschiedenem Substrat gleichzeitig vorkamen. Hier fiel das absolut gleiche Aussehn der Hüllen besonders auf.

Aber es fanden sich auch Plasmodien mit auffallend träger Bewegung und auch ohne diese.





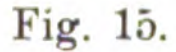


Fig. 15. Fig. 16.

Fig. 15. Beginnende Zerklüftung der Plasmodien, die schließlich zur Bildung zahlreicher kleiner Plasmaportionen führt.

Fig. 16. Plasmodium bereits in einzelne Plasmaportionen aufgeteilt, aus denen dann Schwärmer, oder Amöben, oder Cysten entstehen.

Schließlich auch solche, deren Plasmainhalt innert der Hülle bereits in viele Portionen aufgeteilt war, die bereits ganz zarte Membranen hatten, solche mit, solche ohne Chromatophoren mit einem oder mehreren Kernen. Die ununterbrochene Beobachtung zeigte dann deutlich die Umwandlung dieser umhäuteten Plasmaportionen in die derben braunen Zellen. Später fand ich auch Plasmodien mit noch ganz schwacher Bewegung, deren Plasma bereits sehr durchklüftet (Fig. 15, 16), in einzelnen Portionen aber

bereits völlig isoliert war, während die größere Anzahl noch miteinander in plasmatischem Zusammenhang stand. Nicht beobachten konnte ich die geschlossene Entwicklung der braunen Dauerzellen aus völlig normalen Plasmodien. Wahrscheinlich geht dieser Prozeß relativ langsam vor sich, dann scheint es mir, als ob gerade die ersten Stadien dieser Entwicklung sehr empfindlich wären und durch die Beobachtung im Mikroskop litten.

Jedenfalls ließ sich mit Bestimmtheit sagen, daß die Plasmodien zeitweise ihre Bewegung einstellen, die Pseudopodien verkürzen und nach Spaltung ihres Protoplasten in sowohl einkernige wie mehrkernige Stücke braunbehäutete Dauerzellen liefern, die in ihrer Morphologie in allen Details mit denen übereinstimmen, die zu allererst gefunden wurden. Daß sie in der Tat mit diesen spezifisch identisch waren, konnte dann auch noch lückenlos beobachtet werden. Aus ihnen gingen auch hier entweder Schwärmer oder Amöben hervor, wobei die Amöben wieder ein- oder mehrkernig, je nach den Dauerzellen waren. So schließen nach dieser Richtung die Stadien völlig aneinander.

Zusammenhang der nackten Schwärmer und Amöben mit den Plasmodien.

Was aber noch fehlt, das ist die Klarstellung, daß aus den Amöben, — sei es, daß sie durch Umwandlung aus Schwärmern, sei es, daß sie direkt aus den Dauerzellen gebildet werden, in welchem Falle sie bereits gelegentlich mehrkernig waren, — die vielkernigen, mit einer derben Hülle versehenen Plasmodien entstehen.

Schon früher war klargelegt, daß die Plasmapodien sich vergrößern, sowohl durch Vermehrung der Plasmasubstanz und Teilung der Kerne, wie auch durch Fusion mit anderen Plasmodien.

Es war nur naheliegend, anzunehmen, daß aus den direkt oder indirekt aus den Dauerzellen entstehenden Amöben auf gleiche Weise die Plasmodien gebildet würden. Gerade diese Klarstellung war aber sehr schwierig, die Amöben waren sehr empfindlich und hielten sich nur schlecht.

Nach vielen Schwierigkeiten gelang es einzelne der braunen Dauerzellen, die gerade vor der Bildung von Schwärmern oder Amöben standen, in der feuchten Kammer mit einer Reinkultur von Scenedesmen, die einer Agar-Kultur entnommen war, soweit zu isolieren, daß kein brauner Organismus sonst darin vorkam.

Die Dauerzellen bildeten Amöben oder Schwärmer, welch letztere

sich bald in Amöben umwandelten, die reichlich Scenedesmen verdauten. Es ließ sich nun sehr schön beobachten, daß die einzelnen Amöben zusammenkrochen, was vielleicht auf eine einheitliche Reaktion, auf irgendeinen äußeren Reiz zurückgehen mag, möglicherweise waren es chemotaktische Vorgänge, die eine solche Aggregation hervorbrachten.

Dann aber verschmolzen die einzelnen Amöben stellenweise miteinander, so daß zunächt manchmal sehr plumpe Filarplasmodien zustande kamen. In einzelnen Kammern gingen mir nun viele Amöben ein, die bereits teilweise fusioniert hatten. Mit diesen wurde die Verbindung wieder unterbrochen. Schließlich konnte in anderen derartigen Kammern auch die Bildung vielkerniger Fusionsplasmodien beobachtet werden. Durch konsequentes Darnachsuchen konnten schließlich derlei Stadien auch im Freilande gefunden werden, die immer die charakteristischen Eigenheiten, die kleinen Chromatophoren, die relativ großen, ellipsoidischen Kerne hatten. Meist hatten die Amöben vor der Verschmelzung eine oder mehrere Kernteilungen vollzogen, so daß dann kleine Plasmodien miteinander fusionierten und alles völlig dem glich, was ich oben über die Fusion der Plasmodien erzählte.

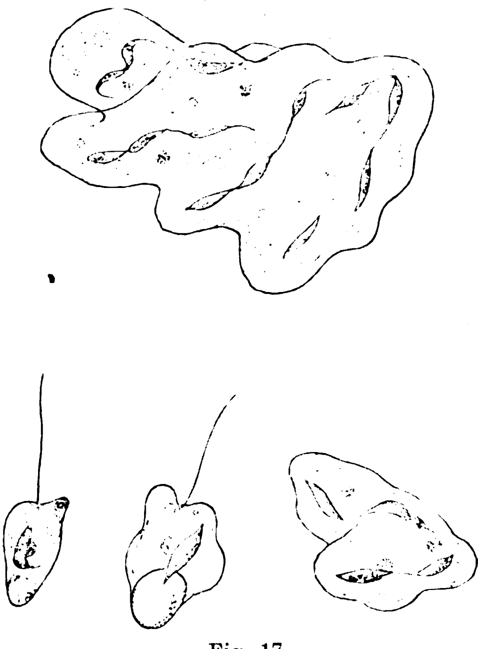


Fig. 17.
Amöboidwerden eines Schwärmers; Vermehrung der Kerne und Chromatophoren, allmählicher Übergang zum Plasmodium.

Die Hülle, ursprünglich sehr zart und als eine kaum merkbare feine Membran vorhanden, verstärkte sich merklich, sowohl gemäß dem zunehmenden Alter, als auch der Größe der Plasmodien. Ja es schien mir, als ob eine direkte Korrelation zwischen Alter und Größe der Plasmodien und der Dicke der Hülle bestünde, so daß mit ziemlicher Sicherheit kleine und doch schon stark behäutete

Plasmodien als Ableger größerer Plasmodien betrachtet werden konnten, obwohl es natürlich nicht ausgeschlossen ist, daß auch kleine Plasmodien Störungen in Plasmazuwachs und spez. in Kernteilung erleiden und dann auch dicker behüllt sind. Jedenfalls schien auch an isolierten Exemplaren die Kernteilung in rascher Folge zu verlaufen: an einem ursprünglich nur zweikernigen Stadium, das knapp nach der Kernteilung eines frühen Morgens mit den noch sehr genäherten Kernen in einer sonst an braunen Organismen freien Kammer festgestellt wurde und dann vier Tage, sehr kühl und feucht gestellt, sich überlassen blieb, waren am fünften Tage (Fig. 17) bereits mit Sicherheit — es waren wohl noch mehr Kerne vorhanden — 13 Kerne festzustellen.

Doch meine ich nicht, daß es häufig vorkommt, daß große Plasmodien nur auf die eigene Tätigkeit und Vergrößerung der ursprünglichen Amöben zurückgehen, der unendlich häufigere Fall scheint doch die Fusion zu sein, und diese Fusion kann in der verschiedensten Weise kombiniert vor sich gehen. So konnte mehrmals eine Fusion eines sicheren Ablegers, der von einem größeren Plasmodium stammte, mit einer ganz kleinen noch einkernigen Amöbe gesehen werden.

So scheint es mir völlig außer Zweifel zu sein, daß die großen derbbehäuteten Plasmodien, die die eigentliche Vegetationsform unseres Organismus darstellen, auf die kleinen direkt oder indirekt aus den Dauerzellen entstehenden Amöben zurückgehen. Und damit erschiene der Ring geschlossen, dessen Klarlegung durch den Umstand so sehr erschwert war, daß zunächst immer nur Stadien gefunden wurden, die hier nur vorübergehend gebildet werden, bei anderen Organismen aber die normale vegetative Gestalt sind: die braunen Zellen, die so sehr den cellulär gewordenen Chrysomonaden gleichen, die Schwärmer, die mit einzelnen Chrysomonaden übereinstimmen, die Amöben, die sich vorübergehend völlig wie andere Chrysamöben verhalten.

Direkte Bildung von Schwärmern und Amöben aus den Plasmodien.

Neben dieser Form der Entwicklung gibt es aber noch eine, ich möchte sagen, verkürzte Form. Es fanden sich, wenn auch spärlich, leere Hüllen, die keine Spur der Bildung von Dauerzellen hatten und den Eindruck machten, als ob die Vermehrung ohne Bildung von Dauerzellen über Schwärmer und Amöben stattgefunden hätte.

Es ließ sich beobachten, daß — aus welchen Gründen ist nicht anzugeben — tatsächlich nicht immer Dauerzellenbildung stattzuhaben braucht. Wiederholt traten aus Plasmodien, die bereits die entsprechenden Spaltungen der Protoplasten durchgeführt hatten die Teilstücke als ein- oder mehrkernige kleine Amöben aus, gefärbte sowohl, wie solche ohne Chromatophoren, ganz wie sie aus den braunen Dauerzellen austreten. Ihre Zahl schwankte natürlich gemäß der Größe der Plasmodien, wie auch nach der Zahl der Spaltprodukte: ich zählte 6—41. Sicher kommen aber sowohl weniger als auch mehr vor (Fig. 18, 19).

Einmal aber traten aus den aufgespaltenen Protoplasten nicht Amöben, sondern die Schwärmer aus, die bereits bei der Weiterentwicklung der Dauerzellen besprochen wurden. Auch hier farblose

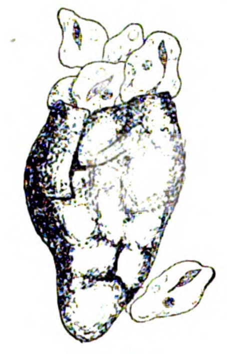


Fig. 18.



Fig. 19.

Fig. 18. Direkte Bildung von Amöben aus den encystierten Plasmodien.
Fig. 19. Direkte Bildung von Schwärmern aus den encystierten Plasmodien.

wie gefärbte, ganz so wie bereits dort beschrieben. Der Umstand, daß diese direkte Schwärmerbildung aus den Plasmodien gar so selten beobachtet wurde, steht in ganz guter Parallele mit der Tatsache, daß bei *Myxochrysis* aus Dauerzellen ebenfalls lieber Amöben als Schwärmer gebildet zu werden scheinen. Das alles würde dafür sprechen, daß bei *Myxochrysis* das Flagellatenstadium zwar noch vorhanden, aber dennoch schon sehr in Rückbildung begriffen ist.

Und darin stellt *Myxochrysis* einen sehr wertvollen Beleg für die Annahme dar, daß in der rhizopodialen Entwicklung der Flagellaten bei den rhizopodialen Organisationen zwar die Flagellatenform als Propagations-, als Schwärmerstadium lange beibehalten wird, daß es aber in dieser Entwicklung zu völlig rhizopodialen Organi-

sationen mit der Zeit zur Aufgabe dieser Flagellatenstadien kommt, da der Organismus den Umweg über die überkommene und nur mehr als Verzögerung der Entwicklung verspürbare Flagellatenform vermeidet und auch schon die Vermehrungsprodukte rhizopodial ausbildet. Und in dem Sinne wäre dann auch die Tatsache verständlich, daß viele „echte“ Rhizopoden, sich zwar direkt rhizopodial vermehren, viele von ihnen aber dabei noch bei ihrer Vermehrung ob immer oder nur gelegentlich auf die Flagellatenform zurückgreifen.

Welcher Entwicklungscyclus bei *Myxochrysis* der „normale“ ist, ist schwer zu sagen. Von vornherein sollte man annehmen, daß die direkte Bildung von Schwärmern und Amöben aus den Plasmodien, ohne vorhergehende Dauerzellenbildung die „normale“ wäre. Und das stimmte ganz gut zu anderen Entwicklungscyclen. Sie scheint aber nicht die häufigere zu sein. Meistens kam ja die Bildung von Dauerzellen vor. Es wäre aber denkbar, daß die erste Annahme trotzdem die richtige sei, man brauchte sich nur vorzustellen, daß *Myxochrysis* ein gegen äußere Faktoren sehr empfindlicher Organismus sei, dessen „normale“ Entwicklung durch kleine Veränderungen derselben gestört wird, so daß bereits relativ kleine Veränderungen die Umwandlung der Spaltprodukte des Plasmodiums zu Dauerzellen herbeiführen, während nur in wenigen Fällen die Entwicklung so ungestört verliefe, daß die Spaltprodukte direkt als Amöben oder seltener als Schwärmer austreten.

Welche Umstände aber dann bewirken, daß einmal Schwärmer, daß andere Mal Amöben austreten, darüber fehlt wie bei der Weiterentwicklung der Dauerzellen jede Vorstellung.

Immer scheint es zur Bildung von Dauerzellen beim Abschluß der Vegationsperiode zu kommen, und diese Vegetationsperiode scheint für *Myxochrysis*, sie ist ja oligotherm, bereits früh zu schließen; ich möchte nicht meinen, daß an Orten, ähnlich dem ursprünglichen Fundort, der Organismus noch im Mai im plasmodialem Zustande gefunden werden kann. In höheren Lagen und weiter nördlich mag es aber anders sein.

Ob in Analogie zu vielen oligothermen Organismen z. B. Chrysomonaden, im Herbst, beim Absinken der Temperatur noch eine zweite Nebenvegetationsperiode einsetzt, vermag ich nicht zu sagen. Ich hatte nie Gelegenheit danach zu sehen.

Zusammenfassende Darstellung des Entwicklungscyclus von Myxochrysis.

Nach all dem kann von *Myxochrysis* folgende Beschreibung gegeben werden.

Der Organismus lebt in völlig ausgebildeter Form als vielkerniges Plasmodium, das mit einer derben Hülle umgeben ist. Die Hülle selbst ist durch Ein- und Auflagerungen von Eisenoxydhydrat braungefärbt, besitzt kleine Kalkkörnchen eingelagert und läßt bei besonders mächtiger Ausbildung zwei feine abgrenzende Membranen erkennen, zwischen denen sich eine zähe, manchmal schwach streifige Zwischenschicht befindet. Der Protoplast ist mehr- bis vielkernig; zahlreiche kontraktile Vacuolen, Öl- und Fetttröpfchen, Leukosinballen sind in ihm nachzuweisen. Auffallend ist, daß meist viele, relativ kleine, plättchenförmige Chromatophoren vorhanden sind, die durch Plasmabrücken zu mehreren reihig angeordnet sind. Doch gibt es auch farblose Plasmodien, ohne Chromatophoren. Das Plasma selbst ist relativ hyalin, zeigt aber auch Körnchen und Stränge. Im krankhaften Zustande entwickeln sich spez. unter der Hülle wabige Strukturen.

Die Ernährung erfolgt animalisch und holophytisch, erstere dadurch, daß mittels großer, lappiger, hyaliner Pseudopodien, die die Hülle durchbrechen und nicht nur am Rande, sondern auch auf der Oberfläche gebildet werden können, Bakterien, Flagellaten, Grün- und Blaualgen, sowie auch zerfallende Gewebeteile anderer Pflanzen und Tiere aufgenommen werden.

Die Lokomotion erfolgt durch breite plumpe Pseudopodien, die von der Hülle überdeckt bleiben. Diese Pseudopodienbildung erfolgt oft sehr reichlich.

Sie leitet auch die Fragmentation der Plasmodien ein, bei der sich dann die Pseudopodien immer mehr abschnüren, bis schließlich kleinere Ableger entstanden sind, die sich wie kleine Plasmodien weiter verhalten. Manchmal löst sich ein Plasmodium förmlich in Ableger auf.

Das Wachstum der Plasmodien erfolgt sowohl durch eigenen Protoplasmazuwachs und ausgiebige Kernteilung wie auch durch Verschmelzung der Plasmodien untereinander.

Unter noch nicht näher bekannten, wohl zum größeren Teil äußeren Bedingungen kommt es zur Bildung Plasmodiokarpien ähnlicher Ruhestadien. Das Plasmodium stellt die Bewegung ein, zieht

die Pseudopodien ein, die Hülle erhärtet. Dann kommt es, allem Anscheine nach ohne vorhergehende Kernteilung, zu einer Zerklüftung des Plasmas, die zur völligen Aufteilung des Plasmas in einzelne Teilstücke führt. Diese Teilstücke sind ein- oder mehrkernig, besitzen auch Chromatophoren oder sind apochromatisch. Werden die Spaltungen völlig durchgeführt, dann kommt es zur Bildung einkerniger Teilstücke mit je einem Chromatophoren. Da jedoch in den Plasmodien die Zahl der Kerne und Chromatophoren in keinem konstanten Verhältnisse steht, oft mehr Kerne als Chromatophoren vorhanden sind, so entstehen auch Teilstücke ohne Chromatophoren.

Auch in den mehrkernigen Teilstücken stimmt die Zahl der Kerne und Chromatophoren oft nicht zusammen.

Aus den Teilstücken bilden sich durch Abrundung und Membranbildung mit der Zeit dickwandige. braune Dauerzellen, die dick gedrängt sich gegenseitig abplatten, und in einschichtiger Anordnung von der Hülle eingeschlossen werden. Die Hülle erstarrt immer mehr und legt sich schließlich den Dauerzellen stellenweise dicht an. Durch unregelmäßiges Zerbrechen der Hülle werden die braunen Dauerzellen frei und isolieren sich zum größten Teil, oder bleiben zu zweien oder dreien aneinander.

Diese braunen Zellen besitzen einen Kern und einen Chromatophoren oder mehrere Kerne und mehrere meist aber nicht dieselbe Zahl Chromatophoren; manchmal fehlen die Chromatophoren ganz.

In diesen Zellen entstehen nun — bei den einkernigen direkt, bei den mehrkernigen nach vorhergehender Aufteilung des Plasmas auf die einzelnen Kerne und gleichzeitiger Spaltung, sowie nachträglichem Aufreißen der Membran — *Chromulina*-artige Monaden, die in der Regel einen Chromatophoren besitzen, oder dann, wenn sie aus chromatophorenfreien Zellen stammen, oder solchen, deren Kern und Chromatophorenzahl nicht übereinstimmte und daher farblose Teilstücke lieferten, ohne solchen sind. Diese Schwärmer sind eingeißelig, ihr Protoplast ist basal verschmälert, vorne verbreitert und flach und besitzt 1—3 pulsierende Vacuolen. Das Stigma fehlt. Die Schwärmer ernähren sich holophytisch und animalisch durch die Aufnahme kleiner organischer Körperchen.

Sie besitzen Längsteilung, doch tritt die Teilung nur selten ein.

Diese Schwärmer behalten nicht ihre Form bei, sie verlieren die Geißel, werden dabei immer mehr amöboid und wandeln sich schließlich in kleine Amöben um., die reichlich animalisch leben.

Doch werden diese Schwärmer nicht immer gebildet. Aus den

braunen Zellen kann der Inhalt direkt in Form, dann auch natürlich mehrkerniger, Amöben austreten.

Da auf die geschilderte Weise sowohl farblose Schwärmer als auch farblose Amöben gebildet werden, oder auch aus farblosen Zellen der Inhalt als apochromatische Amöben austritt, so werden natürlich bei der Weiterentwicklung dieser Stadien, neben gefärbten auch farblose Individuen entstehen.

Jedenfalls gehen aus den braunen Dauerzellen direkt oder indirekt Amöben hervor. Die kleinen Amöben vergrößern sich und schreiten bald zur Kernteilung. Mit der Kernteilung verbindet sich aber, soweit beobachtet, nicht wie bei den Schwärmern auch die Protoplastenteilung, die Amöbe wird mehr- und schließlich vielkernig. Hierbei hat sich eine zarte Haut ausgebildet, die sich bei zunehmender Vergrößerung verstärkt und verdickt und mählich die Beschaffenheit der Hülle der Plasmodien annimmt, sich differenziert und die Kalkeinlagerungen wie auch die braunen Ein- und Auflagerungen erwirbt.

In allen Stadien der Entwicklung, ob ein- oder mehrkernig, ob groß oder klein, mit oder ohne differenzierte Hülle, können die Amöben fusionieren und bilden auf diese Weise die Plasmodien, deren Morphologie und Lebensweise eingangs gegeben wurde und die demnach zu allermeist aus der Fusion zahlreicher kleiner Plasmodien, wie auch Einzelamöben, Chromatophoren-führender sowohl wie farbloser entstanden. Wohl in den allerseltensten Fällen gehen sie direkt auf eine einzige kleine Amöbe, oder einen Ableger zurück, der sich ohne Fusion mit anderen zu dieser Größe entwickelte (Fig. 20).

Bezeichnen wir diesen Cyclus als den vollständigen, wobei nicht gesagt sein soll, daß dies der normale und ausschlaggebende ist, so existiert gewiß noch ein verkürzter Entwicklungscyclus daneben, der dadurch verkürzt erscheint, daß die Plasmodien keine braunen Dauerzellen liefern, sondern daß sich die Teilstücke, ohne weitere Encystierung in Schwärmer, und diese in Amöben umwandeln, oder daß diese Teilstücke direkt kleine Amöben bilden, deren Verhalten in ihrem weiteren Laufe mit den aus den Dauerzellen gebildeten völlig übereinstimmt.

Nach Analogie zu allen anderen Chrysomonaden ist wohl auch zu vermuten, daß daneben auch Kieselcysten existieren, wie sie von einkernigen, monadoiden wie rhizopodialen Chrysomonaden gebildet werden. Diese treten möglicherweise dann auf, wenn die Schwärmer in ungünstige äußere Bedingungen kommen. Möglicherweise ist ihre



Fig. 20. Entwicklungsfolge von *Myxochrysis*.

I. Entwicklungsfolge über Sporen und Schwärmer.
  I. 1. Ausgewachsenes Plasmodium, mit derber Hülle, vielen Kernen, zahlreichen Chromatophoren; ausgiebige animalische Ernährung. 2. Durch Spaltung des Plasmas sind innert der Hülle zahlreiche Plasmaportionen entstanden, die sich mit einer derben Membran umgeben. 3. Zerfall des Sporenhaufens und Freiwerden der Sporen durch Zerreißen der Hülle. 4. 5. Keimung der Sporen; Bildung von farblosen oder gefärbten Schwärmern, die ausgiebige animalische Ernährung haben. 6. 7. Teilung der Schwärmer. 8. 9. Die Schwärmer werden allmählich amöboid. 10. Die Amöben werden mehrkernig. 11—12. Fusion solcher Amöben. 13—14. Die Plasmodien in ihrem allmählichen Übergange zu völlig ausgebildeten *Myxochrysis*-Individuen.

II. Entwicklungsfolge ohne Sporen, die Plasmaportionen (II. 2), treten ohne Encystierung direkt als Schwärmer (II. 3) aus, die sich weiter wie die aus Sporen gebildeten Schwärmer verhalten.

III. Entwicklungsfolge ohne Sporen und ohne Schwärmer; die durch Spaltung entstandenen Plasmaportionen (III. 2) treten direkt (III. 3) als kleine Amöben aus, die sich wie die aus den Schwärmern hervorgegangenen Amöben weiterentwickeln.

IV. Vermehrung der *Myxochrysis*-Plasmodien durch Fragmentation, Zerfall in größere mehrkernige Komplexe, die dann zu normalen *Myxochrysis*-Individuen auswachsen.

bei den anderen Chrysomonaden normale Existenz hier in den Hintergrund getreten dadurch, daß das normale Dauerstadium durch die braunen Dauerzellen, die nichts anderes sind als encystierte Plasmateile des Plasmodiums, ersetzt wurde.

Zugehörigkeit.

Daß *Myxochrysis* in die Reihe der Chrysomonaden gehört, ist wohl einwandfrei. Die braunen Chromatophoren, der Besitz von Leukosin, die *Chromulina*-artigen Schwärmer lassen keine andere Stellung zu.

Nun läßt sich aber noch eine merkwürdige Vermutung machen. Auffallend ist an den Plasmodien die merkwürdige, hochdifferenzierte Hülle, die mit Kalkeinlagerungen und braunen Auflagerungen versehen ist. Gerade derartige Hüllen treten nun bei den Chrysomonaden auf. Hier sind es speziell die höheren Typen dieser Flagellatenreihen, die die gleiche Hülle besitzen: die *Mallomonadaceae*, die *Euhymenomonadaceae* und abgesehen von diesen auch die *Coccolithophoroiden*.

Bei allen diesen findet sich um den Protoplast eine weiche, ziemlich derbe Hülle, die bei vielen Formen metabolischer Bewegung fähig ist. Auch hier finden sich in der Hülle mannigfache Ein- und Auflagerungen: Kieselschüppchen bei *Mallomonas* und ihren Verwandten; Kalkkörnchen bei *Microglena;* Kalkringe bei *Hymenomonas*, Coccolithen bei *Coccolithophoroiden*. Viele von ihnen besitzen auch die Braunfärbung der Hülle durch Eisenein- oder auflagerung.

So stimmt also die Hülle von *Myxochrysis* weitgehend mit der Hülle der genannten Chrysomonaden überein, so sehr, daß man gegebenenfalls an eine noch nähere Beziehung denken könnte. Jedenfalls ist die Zugehörigkeit von *Myxochrysis* zu den Chrysomonaden noch mehr gesichert.

In gleichem Sinne ist auch die Beschaffenheit des Kernes verwertbar. Denn gerade diese genannten höheren Chrysomonaden besitzen relativ große, reich strukturierte Kerne, im Gegensatz zu den kleineren, weniger weit vorgeschrittenen Chrysomonadentypen.

Zu den anderen rhizopodialen Chrysomonaden ergeben sich keine näheren Beziehungen. Durch die Bildung von Fusionsplasmodien, durch die damit teilweise in Zusammenhang stehenden auffallenden Vermehrungsweisen (spez. die Bildung der braunen Dauerzellen) steht *Myxochrysis* völlig isoliert.

Die Bedeutung von *Myxochrysis* für die Auffassung der Rhizopoden als abgeleitete Organismen.

Was uns *Myxochrysis* phyletisch wertvoll macht, ist die Plasmodienbildung, die Bildung der braunen Dauerzellen; sowie der Besitz der Schwärmer; ferner auch der Umstand, daß neben gefärbten, Chromatophoren-führenden Formen auch apochromatische auftreten.

Außerordentlich bedeutungsvoll erscheint dies als Beleg für die Tatsache, daß es plasmodiale Organisationen gibt, die noch in direktem Zusammenhang mit bestimmten gefärbten Flagellaten stehen. Es konnte bereits wiederholt gezeigt werden, daß gefärbte Flagellaten völlig rhizopodiale Formen ausbilden, die spez. bei den Chrysomonaden verschiedene Organisationstypen aufweisen, ich verweise auf *Rhizochrysis* — die nackte Amöben darstellen, — *Chrysostephanosphaera* mit kranzförmigen Kolonien, *Chrysidiastrum* mit kettenförmigen Verbänden — gegenüber diesen nackten Formen auch beschalte, die in ihrer Ausbildung teilweise völlig von den Typen abweichen, wie sie uns für die Rhizopoden geläufig sind, z. B. *Chrysocrinus*, teilweise aber soweit übereinstimmen, daß sie wenn nicht Chromatophoren und Assimilat vorhanden wären, als echte Rhizopoden angesprochen werden müßten, wie z. B. *Chrysothylakion*.

In all diesen Fällen handelt es sich aber fast ausschließlich um eine vorgeschrittene Organisation des Einzelindividuums, der Einzelzelle.

Nun stellt aber die Vereinigung zahlreicher Amöben zu einem Komplex oder der Umstand, daß mit der Kernteilung keine Teilung des Protoplasten verbunden ist, einen entschiedenen Fortschritt in der rhizopodialen Entwicklung dar. Wurde bei den vorgenannten rhizopodialen Chrysomonaden das Einzelindividuum in seiner Entwicklung gefördert, so sehen wir bei *Myxochrysis* die plasmodiale Kolonienbildung, die ja bereits eine Weiterentwicklung rhizopodialer Organisation darstellt, in ganz hervorragender Weise realisiert.

Mit den Plasmodien von *Myxochrysis* ist für die Chrysomonaden eine Vegetationsform festgestellt, wie sie eigentlich charakteristisch nur bei der ungemein hoch entwickelten Reihe der *Myxogasteres* als Vegetationsform vorhanden ist.

Dabei stellt *Myxochrysis* nicht etwa ein primitives Plasmodium dar, etwa eine mehr fakultative Einrichtung. Im Gegenteil, der Vegetationskörper von *Myxochrysis* ist in seinen feinsten Details plasmodial geworden, und daran angepaßt. Die Fragmentation aus inneren wie äußeren Ursachen herbeigeführt, die Fusion mehrerer

Plasmodien, die Bildung von Dauerstadien dadurch, daß sich das Protoplasma des Plasmodiums in ungleiche Teile aufspaltet, die sich mit einer dicken Membran umgeben, der Umstand, daß bereits beginnende Reduktion der Schwärmer, vorhanden ist und aus den Dauerzellen nicht immer Schwärmer sondern bereits ein- oder mehrkernige Amöben hervorgehen, — all das beweist den völlig durchgeführten plasmodialen Charakter des Organismus.

So ist *Myxochrysis* ein bedeutungsvoller Beleg dafür, daß die gefärbten Flagellaten bei der Entwicklung der rhizopodialen Organisation nicht bloß bei der Bildung einzelliger Formen stehen geblieben sind, sondern daß sie auch vorgeschrittene „höhere“ Stufen rhizopodialer Organisation erreicht haben.

Und damit ist wieder ein bedeutungsvoller Beleg für die Richtigkeit der speziell in der Einleitung zu diesen Studien (Bd. 36 S. 81) zum erstenmal konsequent durchgeführten Annahme gefunden, daß die Rhizopodenausbildung eine sekundäre Errungenschaft ist, daß die Rhizopoden, von der einfachen Amöbe bis zum vorgeschrittensten Verteter keine primitiven, sondern abgeleitete Formen sind.

Myxochrysis ist aber auch in einer zweiten Hinsicht wertvoll. Es wurde früher ausführlich auseinandergesetzt, wie dadurch, daß einerseits die Chromatophoren- und Kernteilung nicht immer gekoppelt verläuft, sowohl farblose Dauerzellen, wie auch farblose Schwärmer, damit auch farblose Plasmodien entstehen können und auch wirklich vorhanden sind, die nicht die leiseste Andeutung von Chromatophoren an sich haben und speziell wenn die Leukosinbildung nicht in Form auffallender Ballen erfolgte, nicht den kleinsten Anhaltspunkt für einen Zusammenhang mit gefärbten Flagellaten erkennen lassen.

Derartige farblose Plasmodien würden, wenn sie zuerst und ohne Zusammenhang mit Chromatophoren-führenden beobachtet worden wären, sicher als mehrkernige Amöben, speziell als Pelomyxen beschrieben worden sein und im richtigen Zusammenhang, speziell wenn die gefärbten Parallelformen erst spät gefunden worden wären, kaum je mit letzteren identifiziert worden sein.

Das Beispiel ist deshalb interessant, weil es einerseits zeigt, wie farblose rhizopodiale Organisationen aus gefärbten Flagellaten zustande kommen können, andererseits welche Vorsicht in der Deutung farbloser Formen, deren richtige Einwertung

ja erst nach genauer Erkenntnis der Entwicklung möglich ist, geboten ist. Unwillkürlich taucht hier die Frage auf, welche „genau“ bekannten Entwicklungscyclen durch die bloße Kombination gefärbter Präparate zusammengestellt sein mögen.

Jedenfalls zeigen aber die farblosen Plasmodien von *Myxochrysis*, daß auch farblose plasmodiale Formen in den Bereich der Entwicklungsmöglichkeiten gefärbter Flagellatenreihen gehören.

Noch eine andere Frage spielt hier herein, die Frage nach der phyletischen Wertung der Schwärmer. Ein Teil der zoologischen Protistologen stehen darin im Gegensatz zu den botanischen Protistologen.

Eigentlich geht ja schon aus der Tatsache, daß gefärbte Flagellatenreihen rhizopodiale Organisationen ausbilden können, der phyletische Wert der Schwärmer hervor. Und in den Algenkunden hat man sich längst damit vertraut gemacht. Denn wenn rhizopodiale Organisationen, die in allen ihren Details mit gefärbten Flagellaten übereinstimmen und durch alle Übergänge mit ihnen verbunden sind, gelegentlich Schwärmer zur Verbreitnng ausbilden, die in ihrer Morphologie mit Flagellaten der gefärbten Flagellatenreihen soweit übereinstimmen, daß sie schlechterdings nicht mehr unterschieden werden können, so ist diese auffallende Übereinstimmung doch nur durch die genetische Beziehung der in Betracht kommenden Formen erklärbar. Wenn *Myxochrysis* völlig chromulinoide Schwärmer ausbildet, die so völlig *Chromulina* gleichen, daß sie ohne Kenntnis des Entwicklungscyklus sicher zu *Chromulina* gestellt würden, so muß doch diesen Schwärmern irgendwelche phyletische Bedeutung zukommen, um so mehr, wenn auch die Vegetationskörper von *Myxochrysis* in allem und jedem mit Chrysomonadenprotoplasten übereinstimmen.

In dem Falle bildet doch der Besitz der Chromulina-artigen Schwärmer einen wichtigen Beleg für die Zugehörigkeit von *Myxochrysis* zu den Chrysomonaden.

Nun aber treten neben diesen Chromatophoren-führenden Schwärmern aus Dauerzellen, die keine Chromatophoren haben, farblose Schwärmer aus, die zwar meist deutlich Leukosin haben; oft ist aber dies Leukosin bei ihnen nicht direkt nachweisbar, dann aber läßt sich an den Schwärmern in keiner Weise mehr die Verwandtschaft mit den Chrysomonaden erkennen.

Nehmen wir den sehr leicht möglichen Fall an, daß die ganze Entwicklungsgeschichte von *Myxochrysis* an farblosen Plasmodien studiert worden wäre, die farblose Dauerzellen, farblose Schwärmer

bildeten, *Myxochrysis* wäre wohl kaum in die Verwandtschaft der Chrysomonaden gebracht worden, die Schwärmer hätten keine Anhaltspunkte für die systematische Stellung geboten, man hätte ihnen dann keine phyletische Bedeutung zugesprochen, obwohl sie ja eine besitzen, und nichts anderes sind als farblose Chrysomonaden-Schwärmer. *Myxochrysis* selbst wäre in dem Heere der in bezug auf Entwicklungsgeschichte „gut" oder „weniger gut" bekannten Rhizopoden untergebracht.

Dasselbe hätte ja nun der Fall sein können, wenn *Myxochrysis* bereits völlig die Chromatophoren rückgebildet hätte und keine Chromatophoren-führenden Plasmodien mehr ausbildete. Dann wäre *Myxochrysis* eine auffallende *Pelomyxa*-artige Amöbe geworden, die analog zu höheren Rhizopoden Schwärmer ausbildet.

Aber gerade all das muß uns ja die farblosen Schwärmer dieser zoosporinen, farblosen Rhizopoden wertvoll machen. Denn wenn wir die farblosen Schwärmer und die farblosen Plasmodien von *Myxochrysis* nur deshalb auf Chrysomonaden zurückführen konnten, weil es daneben noch gefärbte gibt und die Plasmodien zum Teil noch Chromatophoren führen, so können wir die farblosen Schwärmer der höheren Rhizopoden wohl nur deshalb nicht auf bestimmte Flagellatenreihen zurückführen, weil sie wie der eigentliche Vegetationskörper keine Chromatophoren und wohl auch veränderte Assimilationsprodukte haben, vielleicht auch vereinfachte Formen, — und deshalb weil die Schwärmer derartiger Rhizopoden bislang nicht oder nur ganz oberflächlich, oft auch falsch untersucht werden.

Und der Umstand, daß wir von ihnen nichts wissen, kann kein Argument gegen die phyletische Wertung dieser Schwärmer sein.

Jedenfalls findet auch bei *Myxochrysis* eine Reduktion der ohnehin nur sehr vorübergehenden Flagellatenform statt. Denn sowohl aus den Dauerzellen, wie auch in den relativ wenigen Fällen der direkten Bildung der beweglichen Vermehrungsprodukte aus den Plasmodien, werden viel häufiger Amöben als Schwärmer gebildet.

Es macht ganz den Eindruck, als wäre hier die Schwärmerbildung nur mehr rudimentär vorhanden und *Myxochrysis* verkürzte durch direkte Ausbildung der Vermehrungsprodukte als Amöben und unter Vermeidung des Umweges über die Schwärmer den Entwicklungscyclus. Denn entschieden stellt die Ausbildung von Schwärmern, die sich erst in Amöben umwandeln müssen, eine Verzögerung gegenüber der direkten Amöbenbildung dar. Es ist gewissermaßen die Last des Ahnenerbes, das noch auf *Myxochrysis*, das sich doch entschieden von Crysomonaden-Flagellaten ableitet, lastet und das es noch nicht

völlig abstreifen konnte, obwohl es bereits stark in den Hintergrund gedrängt ist, gegenüber der neuen direkten Vermehrungsform durch Amöben, die der jetzigen Organisation viel besser entspricht.

Und daß *Myxochrysis* noch Schwärmer, wenn auch sehr in den Hintergrund gedrückt, besitzt, zeigt, wie zäh Flagellatenabkömmlinge auch bei weitgehend veränderter Organisation, in ihren Vermehrungsprodukten an der ursprünglichen Flagellatenform festhalten. Und das zeigt einerseits wie wertvoll die Flagellatenorganisationen der Schwärmer in phylogenetischer Hinsicht sind; andererseits läßt uns aber gerade *Myxochrysis*, das die Schwärmer nur mehr selten ausbildet, verstehen, daß es schließlich auch zu Flagellatendeszendenten kommen kann, die die Flagellatenform in ihren Vermehrungsprodukten völlig unterdrückt haben, und die bei dem Mangel an Chromatophoren, charakteristischen Cysten oder eigentümlichen Stoffwechselprodukten den ursprünglichen Zusammenhang mit den Flagellatenreihen, von denen sie doch abstammen, in keiner Weise mehr erkennen lassen und dadurch isoliert stehen.

Und damit rückt das ganze Problem der Ableitung der „echten“ Rhizopoden von den Flagellaten wieder in greifbare Nähe, eine Ableitung, die ich bereits vor Jahren vertreten habe. Wie wir uns eine Entwicklung der Flagellaten zu Rhizopoden, also die Ableitung echter Rhizopoden von den Flagellaten stufenweise vorzustellen haben, habe ich in der Einleitung zu diesen Studien, zum erstenmale zu zeigen versucht. **Wir sehen uns nach all den Tatsachen gezwungen die Rhizopoden als abgeleitete Organismen zu betrachten und der rhizopodialen Organisation den primitiven Charakter von vornherein abzusprechen und in ihr nur den Ausdruck einer bestimmt gerichteten Anpassung an die animalische Ernährung zu sehen, — eine Ansicht, die ich bereits vor nahezu 8 Jahren aussprach.**

Es liegt nahe von dem merkwürdigen Cyclus von *Myxochrysis* aus noch engere Gesichtspunkte für die Stellung und für die Fassung ganz bestimmter Protistengruppen zu finden. Dies gilt für die *Myxophyta*, das soll aber, da diese mehr von den Botanikern behandelt werden, an anderer Stelle geschehen. Daß auch weitgehende Parallelen

zu den Sporozoen vorhanden sind, ist außer Zweifel. Ich behalte mir vor die Ausblicke, die uns die Kenntnis von *Myxochrysis* für die Erkenntnis der Stellung der beiden genannten Gruppen gibt, noch ausführlicher zu behandeln.

Tafelerklärung.

Fig. 1. *Myxochrysis*, mittelgroßes Plasmodium mit derber Hülle; an einer Seite mit großer Nahrungsvakuole und einer aufgenommenen *Scenedesmus*-Kolonie.

Fig. 2. Kombinierter Längsschnitt (nach Quetsch- und Zupfpräparaten). Aufnahme eine Diatomee durch ein rückständiges Pseudopodium.

Fig. 3. Flächenschnitt (Kombination).

Fig. 4. Ein Stück der Hülle mit der darunter liegenden Plasmapartie, stärker vergrößert.

Fig. 5. Spaltung und Aufteilung des Plasmas in zahlreiche ein- oder mehrkernige Partien.

Fig. 6. Plasmodium mit zahlreichen Cysten; die Plasmodialhülle bereits zerbrochen; ein Teil der Cysten, die dadurch entstehen, daß sich die einzelnen aufgeteilten Plasmagenerationen mit einer derben Hülle umgeben, bereits ausgefallen.

Fig. 7. Kombinierter Längsschnitt durch ein sporuliertes Plasmodium.

Fig. 8 u. 9. Cysten.

Fig. 10 u. 11. Farblose und gefärbte Schwärmer, die aus solchen hervorgegangen sind.

Fig. 12—15. Umwandlung eines Schwärmers in ein mehrkerniges Plasmodium.

Fig. 16. Ein dreikerniges Plasmodium, nach direkter Beobachtung, aus einer einkernigen und einem zweikernigen *Myxochrysis*-Amöbe entstanden.

Die beigesetzten Striche geben je 10 μ der angewendeten Vergrößerung.

Fortpflanzung und biologische Erscheinungen einer *Chlamydophrys*-Form auf Agarkulturen.

Aus dem II. zoologischen Institute der Universität Wien.

Von
Rudolf Breuer.

(Hierzu Tafel 4—6 und 2 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

---

1. Einleitung.

Bei einer Kultur von Amöben aus dem Eidechsendarm war auf einer Agarplatte ein kleiner, mit einer farblosen Schale umgebener Rhizopode aufgetreten, den ich nach seinen äußeren Kennzeichen für eine *Chlamydophrys* halten mußte. Eine Reihe von Merkmalen,

so vor allem die Stadien der mitotischen und multiplen Kernteilung sowie die auffallende Plasmastruktur neben dem Kern, sprachen dafür, daß diese Form nicht mit der von SCHAUDINN (20) untersuchten *Chlamydophrys stercorea* CIENK. identisch und auch von der von SCHÜSSLER (24) in einer vorläufigen Mitteilung beschriebenen Art *Chlamydophrys schaudinni* SCHÜSSLER gut zu unterscheiden sei. Ich habe aus meinen Untersuchungen allein keine völlige Klarheit über die genaue systematische Abgrenzung der drei Formen gewinnen können. Aus praktischen und theoretischen Gründen halte ich es aber doch für gut, die hier behandelte Form durch einen Namen festzuhalten und bestimme dafür den von *Chlamydophrys grata*, indem ich späteren Untersuchungen [1]) die Klarlegung der verwandtschaftlichen Verhältnisse dieser Formen überlasse.

Bevor ich an die Darstellung der Ergebnisse meiner Untersuchungen gehe, fühle ich mich gedrängt, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Hofrat BERTHOLD HATSCHEK, in dessen Institute ich die Arbeit durchführte, meinen tiefergebenen Dank auszusprechen für die freundliche Aufmerksamkeit, mit der er meine Studien verfolgte. Zum gleichen Dank fühle ich mich verpflichtet gegenüber Herrn Prof. JOSEPH und besonders Herrn Prof. HARTMANN für ihre liebenswürdigen Ratschläge und Anregungen. Auch meinem Kollegen Herrn K. BĚLAŘ danke ich für die Anfertigung der Mikrophotographie sowie manchen freundschaftlichen Rat.

---

2. Material und Methoden.

Das Material zu meinen Kulturen entnahm ich dem Enddarm der häufigen Zauneidechse (*Lacerta agilis*). Mit einer Platinöse strich ich den Darminhalt über die Agarplatte aus. Zu den Seiten der Striche zeigten sich die bekannten Mengen der Eidechsenamöben (wahrscheinlich *Amoebae lacertae* HARTMANN), die sich nach kurzer Zeit zum größten Teile encystierten. Nach deren Encystierung gewannen die anfangs nur in geringer Zahl aufgetretenen Individuen von *Chlamydophrys* immer mehr an Menge und Ausdehnung. Sie ließen sich mit den Amöben auch immer weiter übertragen und übertrafen schließlich an Individuenzahl ihre Begleiter. Species-Reinkulturen,

[1]) Solche sind ja nach der Bemerkung TSCHENKOFF's in seiner Arbeit über die Kernteilung bei *Euglena viridis* EHRBG. im Arch. f. Protistenk. Bd. 36, 1916, p. 167 sowie einer persönlichen Mitteilung Herrn Prof. HARTMANN's bald zu erwarten.



von einem Individuum ausgehend, wurden nicht gemacht, doch glaube ich bestimmt, keine Mischkulturen vor mir gehabt zu haben. Sämtliche Beobachtungen, am lebenden und gefärbten Objekte, sind vollkommen einheitlich. Kulturen im hängenden Tropfen mit Material aus den Agarkulturen führten zu keiner Vermehrung oder anderen bemerkenswerten Ergebnissen. Die Zellen gingen immer bald zugrunde.

In der Zusammensetzung und Zubereitung des Agarnährbodens wich ich von den in der Literatur bekannten Angaben ein wenig ab. Die Agarfäden wurden in gewöhnlichem (oft fließenden) Leitungswasser durch 24 Stunden und länger quellen gelassen und dann in einem Erlenmeyerkolben in einem gewöhnlichen Kochtopfe, von Wasser umflossen, gekocht. Nach gänzlicher Auflösung der Fäden wurde durch Watte filtriert. Durch das lange Quellenlassen und Filtrieren durch einen Wattebausch, nicht durch Filtrierpapier, war es ohne Verwendung eines Dampfsterilisators möglich geworden, einen ganz reinen Agar auf leichte Weise zu erhalten.

Dieser Nährboden enthielt 1—2 % Agarsubstanz. Durch Verwendung reinen neuen Leitungswassers an Stelle des zum Quellen gebrauchten, das mit den aus dem Agar ausgelaugten anorganischen und organischen Stoffen beladen war, durch anorganische Zusätze wie Kochsalz, Ammoniumsulfat, Calciumphosphat, sowie andere organischer Natur, z. B. Heu- und Strohabkochwasser, dann Pepton, Fleischextrakt und anderen Stoffen wurden Nährböden von verschiedenster Zusammensetzung hergestellt, die auf die Lebenserscheinungen der Kultur ihren Einfluß ausübten.

Die Deckglaspräparate wurden anfangs nach der von Wasiliewski-Hirschfeld (28) angegebenen Methode, wobei die Fixierungsflüssigkeit die Agarschicht zuvor durchdringen muß, bevor sie fixierend wirken kann, angelegt. Nur auf diese Weise war es möglich, die äußerst feinen Pseudopodien, mit welchen die Tiere an ihrer Unterlage haften, auch an den Deckgläsern zum Anheften zu bringen. Besondere Schäden im Aufbau des Plasmas oder der Kerne, bedingt durch diese langsame, „schonende“ Fixierung, konnte ich nicht beobachten. Später stellte ich einfache Abklatschpräparate her; die Deckgläser wurden auf den Agar aufgelegt, unmittelbar oder nach einiger Zeit (bis 1 Stunde) abgehoben und schnellstens auf die Fixierungsflüssigkeit fallen gelassen. Als solche verwendete ich Sublimatalkohol nach Schaudinn (kalte Lösung), Sublimat-Eisessig, Pikrinessigsäure, Flemming'sche Lösung. Mit der letzteren erhielt

ich besonders feine Plasmastrukturen, doch ergaben auch die anderen Lösungen vollkommen übereinstimmende, klare Resultate.

Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Hämatein nach Dobell (5), Giemsa's Lösung und Safranin nach Babes (nach Fixierung mit Pikrinessigsäure). Nachfärbungen nach Eisenhämatoxylin häufig mit Eosin oder Lichtgrün. Andere Färbungen, so mit Karminfarbstoffen (Pikrokarmin, Alaunkarmin) brachten nur unklare, wenig befriedigende Bilder.

---

3. Vegetative Stadien.

Die in den verschiedenen Stadien 16—30 μ große *Chlamydophrys* zeigt eine birnförmige Gestalt, die bedingt ist durch die glashelle, farblose, im Anfangsteile leicht resorbierbare, etwas metabole Schale. Nur selten ist eine besondere Schalenöffnung zu sehen (Fig. 1).

Das Protoplasma läßt eine zonale Gliederung erkennen, wie sie von Schaudinn (20) für *Chlamydophrys stercorea* und Schüssler (24) für *Chl. schaudinni* beschrieben und auch für andere Thalamophoren wie *Euglypha* von Schewiakoff (22) und *Centropyxis* von Schaudinn (20), auch *Difflugia* von Zuelzer (29) angegeben wurden.

Die vordere Hälfte der Schale wird von einem hellen, an größeren Vakuolen reicheren Plasma eingenommen, welches nach außen spitze Pseudopodien zur Nahrungsaufnahme und Bewegung entsendet (Fig. 1). Häufig entspringen die Filopodien erst von einer kleineren Masse ausgetretenen hyalinen Protoplasmas (Fig. 1, 2). Körnchenströmung konnte ich an ihnen nicht beobachten, doch scheint Anastomosenbildung — besonders an Tieren, die zur sogenannten „Plasmogamie" neigen — nichts Ungewöhnliches zu sein (Fig. 2). Die Nahrungskörper gelangen durch ihre Mithilfe in das Innere des Tieres und wandern langsam an die hintere Grenze der vorderen Plasmazone, wo allmählich die Verdauung stattfindet. Dort entstehen auch die kontraktilen Vakuolen, die, häufig in Mehrzahl (3—5) vorhanden, langsam gegen das Vorderende zu wandern, dabei mit anderen verschmelzen, häufig sich auch schon seitlich (bei vorn resorbierter Schale) nach außen entleeren. Ein Versuch, sie durch eine geringe Beimengung von Neutralrot zum Agar zur besseren Darstellung zu bringen, gelang nicht, da die Tiere auf diesem Nährboden nicht gediehen.

Den hinteren Teil der Schale erfüllt ein mehr homogenes, stärker lichtbrechendes Protoplasma, das durch die viel dunklere Färbung bei Anwendung von Kernfarbstoffen seinen Charakter als chromidiale Zone erweist. Ich halte es für durchaus wahrscheinlich, daß in demselben bis zu einem gewissen Grade ebenfalls Verdauung stattfindet; lange Bakterienstäbchen reichten manchmal tief in dasselbe hinein (Fig. 6).

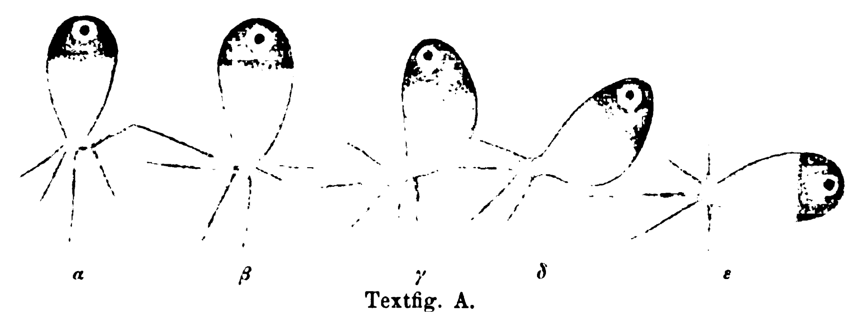
Beide Schichten gehen jedenfalls ganz allmählich ineinander über; auch können Teile der einen Schicht mehr oder weniger in die andere eindringen, so daß auch eine scharfe Trennung ihrer Funktionen nicht gut durchführbar ist.

In dieser Übergangszone zwischen beiden lagern die „Excretkörnchen“, die eine weniger scharfe Grenze bilden als SCHAUDINN für die gleichen Körnchen bei *Chl. stercorea* angibt. Sie sind häufig auch in der chromidialen Schicht zu finden. Manchesmal erfüllten sie, dicht um den Kern herum gelagert, die ganze Chromidialschicht. Diese Lagebeziehung der Excretkörnchen scheint mir für die jeweilige Art charakteristisch zu sein, da ihre Abgrenzung gegen das vordere Plasma bei einer zweiten aus Schlangen gezüchteten Form (siehe Figur 44 u. 45) eine ganz andere, immer festgehaltene war. Eine Ausstoßung dieser kristallähnlichen Körperchen nach außen oder eine Auflösung in kontraktilen Vakuolen konnte ich nicht beobachten. Sie sind wohl Produkte des Stoffwechsels (BÜTSCHLI), wie sie auch bei anderen Rhizopoden (*Euglypha*, SCHEWIAKOFF (22)) als solche aufgefaßt wurden.

Der bläschenförmige Kern liegt mitten in der hinteren chromidialen Schicht des Plasmas. Er zeigt auch im lebenden Zustande (Fig. 1) einen deutlichen Binnenkörper, der nach seinem Verhalten bei der Teilung als Amphinucleus zu bezeichnen ist, sowie ganz fein verteiltes Chromatin auf den meist vakuolenartig angeordneten achromatischen Fäden des Außenkerns. Eine Kernmembran ist deutlich wahrzunehmen.

Gebilde ganz eigener Art sind die unmittelbar zu den Seiten des Kernes, nie vor oder hinter ihm, in allen Präparaten auftretenden helleren Stellen im dunkleren Chromidialplasma (Fig. 5, 6, 8, 9, 11 usw.). Die Häufigkeit ihres Auftretens, ihre Umänderung bei der Kernteilung sind Erscheinungen, die dafür sprechen, daß es keinesfalls Kunstprodukte, sondern, wenn vielleicht nicht unbedingt konstante, so doch ungemein regelmäßige und für die Species charakteristische Bildungen sind, die in ihrer Entstehung wahrscheinlich auf den Kern (Kernsaftraum?) zurückzuführen sind. Ihre Grenzen verlaufen

in den vegetativen Zuständen (Fig. 5, 8) ganz allmählich in dem dunklen umgebenden Chromidialplasma. Ist dieses aber besonders reich an färbbaren Substanzen (Fig. 9, 12, 24, 25, 33, 34), so kommt es zu schärferen Konturen, die sich auch quer über den Kern verfolgen lassen, so daß man den Eindruck gewinnt, sie seien nicht zwei einfache hellere, chromatinärmere Stellen, sondern optische Schnittbilder eines den Kern im Äquator umgebenden, vacuolenartigen Gürtels (Fig. 24).



Textfig. A.
Einige Stadien der Bewegung von *Chlamydophrys* auf der Agarplatte.

Die Tiere waren auf den Agarplatten oft zu üppiger Entfaltung gelangt und bewegten sich auf diesen ziemlich rasch mit Hilfe ihrer zarten, weit ausgestreckten Filopodien. Das Pseudopodium in der Richtung ihrer Bewegung war naturgemäß am stärksten ausgebildet, doch waren auch mehrere andere vorhanden, die vor allem bei einer Änderung der Bewegungsrichtung mithalfen (Textfig. A α, β). Sie gewannen dann an Stärke, die Schale bauchte sich infolge der Bewegung des Protoplasma innerhalb derselben ein wenig vorn seitwärts aus (Textfig. A γ, δ), während der Kern der Bewegung langsamer zu folgen schien und daher eine etwas exzentrische Lage einnahm. Erst nach Beendigung des ganzen Vorganges, wenn auch die Schale wieder die gleiche Gestalt wie am Anfange, nur eine andere Lage, besaß, war auch der Kern wieder an seinem gewöhnlichen Platze mitten im chromidialen Plasma zu sehen (Textfig. A ε).

Als Nahrung wurden Bakterien und Amöben aufgenommen. Oft fanden sich mehrere Amöbencysten, meist in Nahrungsvakuolen eingeschlossen (Fig. 4, 6, 9, 15, 16, 17) im Plasma der Zelle und waren besonders in Degenerationszuständen schwer vom Kern zu unterscheiden (Fig. 35). Sie konnten auch für verdichtetes Chromidium (Sekundärkerne) gehalten werden. Ihre bedeutende Größe sowie das Ausbleiben einer Fortpflanzung durch Knospenbildung waren gegen eine solche Vermutung.

Der Einfluß von organischen und anorganischen Zusätzen zum Nährboden, der selbst scheinbar von den Tieren nicht angegriffen wurde, spricht dafür, daß diese Organismen nicht nur geformte organisierte Nahrungsstoffe (Bakterien, Amöben) aufnehmen und verdauen können, sondern auch gelöste Stoffe zu assimilieren imstande sind. Diese werden natürlich auf osmotischem Wege von den Zellen aufgenommen werden.

Die Excretion erfolgt, wie schon früher erwähnt wurde, durch mehrere kontraktile Vakuolen.

Nur selten konnte ich an den Tieren eine Encystierung beobachten. Sie zogen die Pseudopodien ein, gaben die Sonderung in zwei verschiedene Plasmazonen größtenteils auf und zeigten schließlich eine dünne Cystenmembran. Die Excretkörner waren dabei ungleichmäßig in der Zelle verteilt und auch der Kern zeigte eine unregelmäßige Lage (Fig. 2). Stärker erschien die Cystenmembran an Individuen auf feuchten Nährboden. Sie encystierten sich dann manchmal schon am dritten Tage nach der Neuanlage der betreffenden Kultur. Die Zahl der Excretkörner war in solchen Fällen immer viel größer (Fig. 3).

Meist unterblieb die Encystierung oder sie trat nur in ganz geringem Maße auf den Platten auf. Die Zellen stellten dann nach Monaten ihre Lebenstätigkeit allmählich ein und kamen schließlich zum Absterben. Beschleunigend wirkten höhere Temperaturen und chemische Zusätze zum Nährboden (Neutralrot). Während ich von Kochsalz (0,25—1 %) keinen besonderen Einfluß auf die Lebenstätigkeit wahrnahm, wirkten geringe Zusätze von Calciumphosphat (ebenfalls 0,25—0,5 %) anregend und die Teilung befördernd, was auf eine gesteigerte Assimilation rückschließen läßt. Kulturen von einem an Zusätzen ganz freien, nur ausgelaugten Agar enthaltenden Nährboden oder von älteren Kolonien auf einen solchen Ca-Phosphatagar übertragen, zeigten stets besonders üppiges Wachstum. Dagegen erwies sich Ammoniumsulfat als Gift für die Zellen, wahrscheinlich durch den frei werdenden Ammoniak. Sie starben innerhalb weniger Stunden ab.

Ich muß sehr bedauern, daß ich diese Versuche nicht weiter ausdehnen und besonders die Wirkung von Cu- und Fe-Salzen feststellen konnte. Wahrscheinlich ist nicht nur dem höheren oder gegeringerem Gehalt an freier Säure oder Base, sondern auch dem in einem neutralen Salze enthaltenen Metallion eine spezifische Wirkung zuzuschreiben.

Im allgemeinen läßt sich sagen, daß eine gewisse Armut an an-

organischen und organischen Nähr- und Reizstoffen die Lebenserscheinungen verlangsamt. So war es mir ein leichtes, Kolonien auf einem Agarnährboden ohne Zusätze wochen- und monatelang unverändert zu erhalten, wenn ich sie noch dazu bei niederer Temperatur (ungefähr 10° C) aufbewahrte. Ein Überfluß an jenen Stoffen wirkt dagegen beschleunigend auf alle Lebensvorgänge und sie haben zusammen mit anderen Faktoren bald Degenerations- und Absterbeerscheinungen zur Folge. Das Altern ist auch unter den Protozoen eine natürliche Lebenserscheinung und kann durch ähnliche Faktoren wie bei den höheren Tieren vorzeitig zum Erscheinen gebracht werden. So wirkten auch geringe Zusätze von Heu- und Strohabkochwasser günstig auf die Tiere, in stärkerem Maße waren sie nicht nur direkt schädlich, sondern auch indirekt, indem durch sie die Bakterien zu regem Wachstum gelangten und ihre Stoffwechselprodukte das schnelle Aussterben der betreffenden Kolonie verschuldeten. Eingeleitet wurde dieser Prozeß durch plasmogamische Erscheinungen, auf die ich später im Zusammenhange mit Degeneration eingehen werde.

---

4. Fortpflanzung.

Bei günstigen Ernährungsbedingungen traten in den Kulturen reichlich Fortpflanzungsstadien auf, die durch mitotische und multiple Kernteilung charakterisiert sind. Letztere trat besonders in Kolonien auf, die reicher an Nähr- und Reizstoffen waren; sie sind, wie ich glaube, durch diese unmittelbar veranlaßt worden. Die mitotische Kernteilung stellte sich mehr auf den ärmeren, dem gewöhnlichen Aufenthalte wohl mehr entsprechenden Nährboden ein, doch ist eine durchgehend strenge Scheidung nach Nährböden nicht möglich, da Stadien beider Vorgänge von einer Platte in demselben Präparate vorkommen. Die Mitose verlief in den eigentlichen Spindelstadien so rasch, daß diese nur recht selten zur Anschauung gelangten, während die nachfolgenden Stadien der Zellteilung viel langsamer vor sich gingen; sie waren viel häufiger zu finden.

a) Vorbereitungsprozesse zur Kernteilung.

Sowohl die mitotische als auch die multiple Kernteilung werden eingeleitet durch sogenannte „cyclische“ Vorgänge am Kern. Es läßt sich hier die allgemeine biologische Erscheinung feststellen,

daß unter der Macht eines logischen Begriffes die morphologischen Befunde allzu einheitlich gedeutet werden, somit in diesem Falle Vorgänge am Kern, die zur Teilung führen, mit anderen als „cyclische“ vereinigt werden, ohne doch im eigentlichen Sinne diesen Namen zu verdienen. „Unter cyclischen Vorgängen am Caryosom versteht HARTMANN Vorgänge, wie sie bei Centrosomen nachgewiesen worden sind, welche darin bestehen, daß in regelmäßigem Wechsel um das Centriol dichte Massen an färbbarer Substanz auftreten, um dann zentrifugal abzufließen, worauf sie dann im Zentrum wieder erneuert werden.“ Zitiert nach DOFLEIN, p. 23. Diese Definition verlangt daher, daß 1. die betreffenden Kerne Caryosomkerne sind mit Centriolen, 2. die abgeflossene Substanz erneuert wird, und zwar 3. vom Zentrum aus.

Vielfach sind nun in den letzten Arbeiten Vorgänge an Kernen als „cyclische“ bezeichnet worden, die diesen drei Forderungen nicht entsprechen. So waren die Kerne oft keine ausgesprochenen Caryosomkerne (Kern der Trichomonaden, KUCZYNSKI (17); von *Amoeba chondrophora*, ARNDT (1); Amöben, GLÄSER (8)). Allerdings läßt die HARTMANN'sche Auffassung vom Caryosom und Pseudocaryosomkern einen weiten Spielraum, doch betont gerade DOFLEIN den „stark hypothetischen Charakter dieser Ansichten“. GLÄSER verzichtete darum auf die Erfüllung der ersten Forderung bei seinen Erörterungen über die „cyclischen“ Veränderungen an Amöbenkernen (8), ebenso KUCZYNSKI in seiner Arbeit über die Trichomonaden; es werden von ihnen daher die betreffenden Vorgänge an den Kernen gleichfalls als „cyclische“ bezeichnet.

Sodann scheint der Verlust an färbbarer Substanz nicht wieder ersetzt zu werden, indem an den chromatinarmen Kernen zunächst die Teilung erfolgt (Trichomonaden, Amöben, *Euglypha*). Allerdings wird in den neuen Tieren die arteigene Menge von Chromatin im Kern wieder hergestellt, doch behandelt die anfängliche Definition nur Vorgänge an einem Individuum.

Schließlich kann man nur in wenigen Fällen behaupten, daß die Erneuerung vom Zentrum aus geschieht (*Caryotropha mesnili* nach SIEDLECKI (25), *Entamoeba tetragena* nach HARTMANN (9, 10)). Im Gegensatze dazu steht die Annahme von „zentripetalen“ Strömungen, die das Caryosom wieder aufbauen (VEJDOWSKY und MRÁZEK bei *Rynchelmis* (27), HARTMANN und PROWAZEK (10)). SCHIRCH muß daher auch für *Pelomyxa* (23), um den Begriff des „cyclischen“ zu retten, ein Rückfließen der abgeflossenen Substanz annehmen. Eine solche Aufnahme von Chromatin aus dem Plasma in den Kern

fordert auch schon SCHEWIAKOFF für *Euglypha alveolata* (22). Die Möglichkeiten, sich eine Vorstellung von dieser Erneuerung zu bilden, sind damit natürlich noch nicht erschöpft.

Diese begrifflichen Schwierigkeiten, auf welche auch GLÄSER aufmerksam machte (8), sind nur dadurch zu lösen, daß entweder die Definition in allen wesentlichen Punkten erweitert wird oder bei Beibehaltung der engen Fassung Vorgänge abweichender Natur ihre besondere Bezeichnung erhalten.

Am meisten Anspruch auf die Bezeichnung „cyclisch" scheint noch bei *Caryotropha mesnili* zu bestehen, da hier nach dem „Überführen der chromatischen Rindensubstanz des Caryosoms in den fein verteilten Zustand während des Wachstums aus der erhalten gebliebenen Marksubstanz sich ein neues Caryosom aufbaut" (zitiert nach GLÄSER (8)). Der Ausgangszustand des Caryosoms ist damit wieder erreicht. Ein gleiches läßt sich wohl auch für *Entamoeba tetragena* (9, 10) anführen. Auch MAX KLITZKE (16) kommt in seiner letzten schönen Untersuchung über die Kernentwicklung bei den Ciliaten zu dem Schlusse, daß derartige cyclische Veränderungen am Macronucleus stattfinden. Führen die Vorgänge aber zu einer Verringerung der chromatischen Substanz und nachfolgender Kernteilung, dann sind sie keine geschlossenen, cyclischen Prozesse, denn sie lassen sich auf einer offenen Linie mit Anfangs- und Endteil auftragen. Sie sind als der Kernteilung vorangehende, als Vorbereitungsprozesse aufzufassen, während die anderen ihnen als physiologische Vorgänge am Kern, die durch den Ernährungszustand bedingt (*Caryotropha* (25)), zum Teil wohl auch pathologisch sind (*Actinophrys* nach R. HERTWIG (12)), gegenüberstehen. Die beiden Gruppen von Vorgängen sind sicher nicht scharf zu trennen, insbesondere werden die Vorbereitungsstadien zur Kernteilung aus den anderen hervorgehen, als sie ja selbst physiologisch bedingt sind.

In dieser Hinsicht sind die Vorgänge am Kern der hier untersuchten *Chlamydophrys* von besonderem Interesse. Während in den gewöhnlichen vegetativen Stadien die chromatische Substanz des Außenkerns auf dem achromatischen Netzwerk (Fig. 5) fein verteilt ist, beginnt sie bei günstigen Ernährungsbedingungen sich zu verdichten und körnchenartig zu differenzieren (Fig. 7). Der sonst manchmal etwas unregelmäßig gestaltete Binnenkörper nimmt ein wenig an Volumen zu; er scheint, aus seiner regelmäßigen Gestalt zu schließen, Flüssigkeit aufgenommen zu haben. Dieser Vorgang der Auflockerung zeigt sich vor allem auf den nächsten Stadien, wenn seine Kontur wieder unregelmäßiger wird (Fig. 8) und er

schließlich in eine Anzahl größerer und kleinerer Stücke zerfällt (Fig. 9, 10, 11). Dabei kommen häufig Gruppenbildungen vor, die aber nicht als Teilungsstadien selbst zu deuten sind (Fig. 10). Das Außenchromatin ist inzwischen auf den Fasern des Netzwerkes an die Kernmembran gerückt (Fig. 8). Diese scheint nach außen hin für das Chromatin durchlässig geworden zu sein, denn ihre Konturen sind dann nicht scharf zu erkennen (Fig. 9). Das Plasma dieser und aller folgenden Teilungsbilder fällt auf durch einen größeren Reichtum an färbbarer Substanz. Dieser Austritt von Chromatin aus dem Kern, wie ihn die Präparate deutlich zeigen, ist charakteristisch sowohl für die mitotische (Fig. 11—20) als multiple (Fig. 24—34) Kernteilung.

Bis zu dem in Fig. 9 dargestellten Stadium verlaufen beide Prozesse in derselben Weise. Sind die Tiere überernährt und daher auch das Plasma schon überreich an chromatischen Substanzen (Fig. 9), so scheint die mitotische Kernteilung aus mechanisch physiologischen Gründen für die Zelle erschwert und nur die multiple amitotische Aufteilung der Chromatinmassen im Kern durchführbar zu sein. Vielleicht ist das Plasma nur bis zu einem gewissen Grade imstande, sich mit Chromatin zu beladen, so daß nach dem erreichten Höchstgrade der chromatischen Sättigung die Bedingungen für eine abnorme Kernteilung gegeben sind, da die weitere Aufnahme von Chromatin aus dem Kerne als Folge einer derartigen Kernveränderung unmöglich ist.

b) Mitotische Kernteilung.

Leider besitze ich von der eigentlichen Mitose des Kernes zu wenig Stadien, um sie erschöpfend behandeln zu können. Mit Heranziehung der von Popoff (18) und Schüssler (24) gegebenen Stadien glaube ich eine gewisse Vollständigkeit für die von mir in den folgenden Zeilen zusammengefaßte Gruppe erzielen zu können.

Die wenigen Bilder, die ich von der mitotischen Teilung bringen kann, genügen wohl um darzutun, daß es sich hier um eine von den bisher beschriebenen Formen verschiedene handelt. Die von Popoff und Schüssler gegebenen Zeichnungen lassen aber in mir die Frage entstehen, ob es sich hierbei nicht trotz der vorhandenen Verschiedenheit der einzelnen Stadien doch nur um Varietäten einer und derselben Art handelt, die zusammen der von Schaudinn (20) untersuchten *Chlamydophrys stercorea* Cienk. gegenübergestellt werden können. Bei dieser Art bleibt „das Caryosom erhalten und übernimmt die motorische Funktion bei der Teilung. Es bildet sich eine

starke Spindel, um welche sich die Chromosomen (entstanden aus dem peripheren Kernanteil [von mir hinzugefügt]) zur Äquatorialplatte ordnen und noch in den letzten Stadien der Teilung liegen die Tochtercaryosome gesondert neben den sich rekonstruierenden Kernen, in die sie erst zuletzt einrücken.“ (Zitiert nach SCHÜSSLER (24)).

Bei den übrigen drei Formen dagegen „wird das Chromatin gänzlich aufgelöst und findet offenbar bei der Bildung der Äquatorialplatte mit Verwendung.“

Dazu kommt noch bei ihnen die Größenzunahme des Kerns (am geringsten bei der von mir untersuchten Form), die übereinstimmende Ausbildung der Spindel sowie das Fehlen irgendwelcher centrodesmotischer Gebilde an den Spindelpolen (im Gegensatze zu *Chlamydophrys stercorea* bei SCHAUDINN (21)).

Nachdem der Chromatinbestand des Kerns (Binnenkörper und Außenchromatin) durch die Vorbereitungsprozesse zur Kernteilung nicht nur der Quantität, sondern wohl auch der Qualität nach eine gründliche Umänderung erfahren haben, erfolgt die Ordnung des im Kern verbleibenden Chromatins auf einer gut sichtbaren achromatischen Kernspindel zu einer Äquatorialplatte. Die Chromosomen sind in der Zeichnung c von POPOFF als kleine Stäbchen, bei SCHÜSSLER als kleine Körnchen individualisiert. Diese Auflösung in Einzelheiten — über das Stadium der Äquatorialplatte verfüge ich leider nicht — konnte ich bei den weiteren Stadien der von mir untersuchten Form nicht so deutlich beobachten.

Die Tochterplatten rücken an die beiden Pole auseinander (Fig. 12, 13). Die Spindel selbst ist von dem umgebenden Kernsaftraum deutlich zu unterscheiden.

Die Kernmembran, die während des ganzen Vorganges erhalten geblieben ist, dürfte sich dann jedenfalls auflösen und um die beiden neuentstandenen Kerne neu bilden (Fig. 14, 15).

Die beiden Tochterkerne zeigen noch längere Zeit die längliche Gestalt einer Platte (Fig. 16—18); das Chromatin kondensiert sich dann zu kleinen Kügelchen (Fig. 16, 17, 22). Diese ordnen sich unter Auflösung und Verschmelzung zu einem einheitlichen Binnenkörper und der Kern hat damit sein gewöhnliches Aussehen wieder bekommen. Die Ringbildung um den jungen Kern in Fig. 19, 20 ist vielleicht auf die achromatische Substanz der Spindel zurückzuführen. Soweit dürfte sich der Kernteilungsvorgang in den von SCHÜSSLER, POPOFF und mir gefundenen Formen in den Grundzügen gleich verhalten. Ein Größerwerden des Kernes vor der Teilung, wie er von ihnen und für andere Thalamophoren auch von anderen Forschern,

so Schewiakoff für *Euglypha alveolata* (22), Schaudinn für *Centropyxis aculeata* (20) festgestellt wurde, habe ich nicht in dem gleichen Umfange finden können. Daraus, sowie aus den Verschiedenheiten bei der Chromosomenbildung und dem verschiedenen Chromatinreichtum der Spindelplatten (vgl. besonders die Abbildung 3 bei Schüssler und die hier gegebenen Fig. 12 und 13 — die Spindel der Form *Chl. schaudinni* ist die chromatinärmste —) schließe ich, daß es sich hier um ganz nahe verwandte, aber keineswegs identische Arten handelt, die vielleicht als Unterarten einer gemeinsamen Art zusammengefaßt werden können.

Die helleren Stellen im Plasma zu den Seiten des Kernes haben sich während der Kernteilung mantelartig (Fig. 11, 12) um den Kern gelegt und scheinen zu verschwinden (Fig. 13). Ich konnte sie auf den folgenden Stadien nicht mit unbedingter Sicherheit feststellen.

Die Teilung scheint vor allem in der Nachtzeit gegen den Morgen zu stattzufinden. Stadien wie die in den Fig. 16—23 abgebildeten waren den ganzen Tag häufig zu finden. Die Mitose selbst konnte ich am lebenden Tier nicht beobachten. Eine bestimmte, immer eingehaltene Teilungsgröße der Art ist nicht festzustellen, wenn sie auch innerhalb gewisser Grenzen bleibt.

Verglichen mit den Kernteilungsbildern anderer Protozoen zeigen diese wenigen bekannten Stadien der drei hier zusammengefaßten Formen am meisten Ähnlichkeit mit *Amoeba lamellipodia* Gläser (8). Wir finden bei ihnen einen Binnenkörper, der als Amphinucleus zu bezeichnen ist, ein hier allerdings etwas weniger reichliches Chromatin im peripheren Kern (Fig. 4—6), Auflockerung des ganzen Kernes vor der Teilung mit Verminderung der chromatischen Masse (Fig. 7—11), Verteilung des restlichen Chromatins in oft deutlich sichtbaren Chromosomen auf einer tonnenförmigen Spindel (Fig. 12, 13). Auch in der Rekonstruktion der Tochterkerne dürfte weitere Übereinstimmung bestehen. Eine solche ist auch bis zu einem gewissen Grade gegenüber *Amoeba glebae* Dobell (5) vorhanden. Charakteristisch ist ferner das Fehlen von Polkappen sowie irgendwelcher anderer Bildungen, die auf Centriolen rückführbar wären. Daher ist auch keine Plasmastrahlung zu beobachten.

Diese Tatsachen würden gegen die Rolle des Centriols als k o n s t a n t e r lokomotorischer Komponente der Protozoenzelle sprechen (Hartmann (10)); doch ist es fraglich, ob der Satz von Schirch (23) allgemeine Geltung erlangen wird: „Ausgesprochene Centriolen fehlen zum mindesten den Thalamophoren ganz“. Die

centriolenartige Verdichtung an den Polen der Kernspindel von *Chl. stercorea* und *Centropyxis aculeata* (SCHAUDINN (21)) sprechen gegen eine solche Verallgemeinerung.

Ob die Chromosomen der Spindel vom chromatischen Nucleolus allein herstammen oder auch vom restlichen Außenchromatin, wie dies GLÄSER für seinen Typus IV *Amoeba lamellipodia* aufstellt, kann ich nicht entscheiden, doch dürfte wohl auch hierin Übereinstimmung bestehen. Eine Homologisierung der lichteren Plasmastellen an den Polen des Kernes (Fig. 11, 12) mit achromatischen Centrosomen (*Paramaecium caudatum*, *P. aurelia*, *Euglypha alveolata*) erscheint mir denkbar, doch nicht so ohne weiteres durchführbar.

Häufig zeigen die Tiere während der mitotischen als auch der amitotischen Kernteilung, zu der ich nun übergehe, die Pseudopodien eingezogen, ließen sie aber meist bald wieder erscheinen.

c) Multiple Kernteilung.

Unter besonders günstigen Umständen kann man auch eine amitotische multiple Kernteilung beobachten. Sie tritt, wie schon früher hervorgehoben wurde, in reichhaltigen Kulturen neben der Mitose an besonders großen Individuen auf, die durch ihre tief dunkle Färbung einen besonderen Reichtum des Plasmas an chromatischen Substanzen erkennen lassen. Auch hier findet eine Umordnung des Kernes vor der Teilung statt, die mit derjenigen vor der mitotischen Teilung bis zu einem gewissen Grade (Fig. 9) gleich verläuft. Auf diesem Bilde zeigt das Plasma durch seine auffallend dunkle Färbung bereits den besonderen Weg des Tieres an. Die Chromatinkörnchen verkleinern sich nun nicht weiter, sondern ordnen sich zu größeren Stücken (Fig. 24); ein Netzwerk im Kern tritt auffallend scharf hervor. In der Regel sind zwei bis vier solche größere Chromatinbrocken im stark vergrößerten Kern zu finden, die nun allmählich auseinander weichen (Fig. 26, 27). Der Kern nimmt eine längliche Gestalt an, das Netzwerk verschwindet langsam (Fig. 27) und schließlich wird der Kern unter Auflösung der Kernmembran durchgeschnürt (Fig. 28, 29). Die unregelmäßige Gestalt der einzelnen Kerne (Fig. 30—33) weicht allmählich der gewöhnlichen runden Form des Bläschenkerns mit zentralem Binnenkörper. Neben den Kernen sind nun oft deutlich die gewöhnlichen helleren Stellen im Plasma zu sehen (Fig. 33, 34). Da sie aber schon vor der Teilung vorhanden waren, können sie ihre Entstehung nicht allein der Kernteilung verdanken, eine Möglichkeit, für die Fig. 28 und 33 sprechen würden. Schließlich erfolgt eine Zellteilung

zu gleichgroßen Tochtertieren, wenn nur zwei Kerne entstanden sind (Fig. 34), meist ungleich, wenn mehr als zwei Kerne vorhanden (Fig. 31).

Die Kerne sind oft ungleich in ihrer Größe (Fig. 28, 29). Die Plasmamasse des abgeteilten Tieres steht wohl in einem inneren Verhältnisse zur Kernmasse. Ein Ausbleiben der Zellteilung bei besonders kleinen abgespaltenen Kernstücken (Fig. 29b, 31) und die Auflösung derselben im Plasma ist eine häufige Erscheinung.

Auch sonst unterbleibt häufig die Zellteilung, wenn die Tiere durch besondere Faktoren in ihrer Teilungsenergie geschädigt waren. So kamen häufig Tiere mit drei Kernen (Fig. 32) vor. Ihre Entstehung ist aus den Fig. 26 und 28 deutlich zu ersehen. Eine Überimpfung derselben auf neue Nährböden führte wieder zu einkernigen Tieren.

Eine ähnliche amitotische Kernteilung neben der mitotischen wurde von Khainski für *Arcella* (15) beschrieben.

Der Kern der hier behandelten Form von *Chlamydophrys* würde sich daher unter gewissen physiologischen Bedingungen aus einem monoenergiden in einen polyenergiden (dienergid vor der Mitose) und schließlich in mehrere monoenergide Kerne zurückverwandeln. Diese besondere Art der Reorganisation, der Kernverjüngung (R. Hertwig (12), Hartmann (9)) erweist sich als notwendig gegenüber den außergewöhnlichen Umständen, unter denen die Tiere vielfach auf den Agarnährböden leben. Diese führen zu einer Hypertrophie des Kernes und Hyperchromatizität des Plasmas (Salvatore Comes (4)). Auch die gewöhnliche Mitose ist nur möglich, wenn das Tier überschüssige Assimilationsprodukte gebildet hat. Eine gewisse Hypertrophie der Zelle ist somit Bedingung von Kern- und Zellteilung.

Eine Bildung von Riesenkernen und ihre Auflösung beschreibt auch R. Hertwig bei *Actinophrys* (12). Auch hier kommt es im Laufe des Stoffwechsels zu Chromidienbildung aus dem Kern. Die hypertrophischen Kerne sind noch funktionsfähig, aber schließlich kommt es zu Depressionszuständen und Absterben des Organismus.

Die multiple Kernteilung erweist sich auch bei *Chlamydophrys* als abnorm und pathologisch. Das Normale wäre die mitotische Kernteilung. Haben die Tiere infolge Hyperchromatizität des Plasma die innere Energie nicht zu dieser, so tritt die amitotische multiple an ihre Stelle. Bei weiteren pathologischen Zuständen unterbleibt dann die darauf folgende Zellteilung, das Individuum bleibt mehr-

kernig und wir kommen auch auf diesem Wege zu plasmogamischen, Degenerations- und Absterbeerscheinungen.

Die auffällige Tatsache, daß nur größere Kernstücke sich zu funktionsfähigen neuen Kernen entwickeln können und die polyenergide Zelle zur Teilung veranlassen, kleinere dagegen im Plasma zerfallen und aufgelöst werden, bildet einen eigenen Beitrag zur Lehre von der Individualität der Zelle und des Kernes sowie des biologischen Begriffs der Energide.

---

5. Chromidium.

Eine rein passive Rolle spielt bei den geschilderten Kern- und Zellteilungsvorgängen das Chromidium. Ich habe an demselben nie freie Kernbildung als Stadien einer Knospenbildung, wie sie durch SWARZEWSKY für *Arcella vulgaris* (26) bekannt wurden, einwandfrei feststellen können. Einige plasmogamische Bildungen mit Tieren, die in ihrer Größe sehr bedeutende Unterschiede zeigten, veranlaßten mich anfangs, sie für Zeichen einer solchen Knospenbildung oder Agamogonie zu halten, doch vermag ich über die Entstehung der Primärkerne aus dem Chromidium nichts anzugeben. Sie können ebensogut sekundär plasmogamisch vereinigte oder nach der Teilung nicht vollkommen getrennte Individuengruppen sein. Zu dem gleichen Ergebnisse kommt auch SCHÜSSLER (24) bei seinen Kulturen. Diese rein negativen Befunde berechtigen aber keineswegs, dem Chromidium einen propagatorischen oder generativen Charakter (SCHAUDINN (20)) neben einem trophisch-vegetativen abzusprechen. Der Wert solcher negativer Befunde ist immer nur ein sehr bedingter.

In diesem besonderen Falle kann die Lebensweise auf einem festen Nährboden mit meist wenig Wassergehalt die Veranlassung für das Unterbleiben dieser gesuchten Vorgänge sein. Die Arbeiten von ELPATIEWSKI (7) und SWARZEWSKI (26) an *Arcella*, POPOFF an *Euglypha* (19) und andere haben zu eindeutige morphologische Befunde über die Rolle des Chromidiums bei Thalamophoren gebracht, über die Bildung von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen, deren Kernmaterial aus dem Chromidium stammt. Ich kann daher KHAINSKY (15) nicht beistimmen, wenn er (1911) die wirkliche Teilnahme der chromidialen Substanz an Conjugationsprozessen bestreitet (Chromidiogamie SWARZEWSKI 1908, Copulation von Micro- und Macroamöben nach ELPATIEWSKY 1907) und be-

hauptet: „Die Chromidiogamie beruht auf unbegründeten Voraussetzungen über die Bedeutung der Chromidialsubstanz der Arcellen.“ Die morphologische Veränderlichkeit allein im Zusammenhange mit Schlüssen nach so kräftiger Behandlung wie mit Pepsin und Pankreatin können jene klaren eindeutigen Entdeckungen nicht umstoßen. ZUELZER (29) kam im Gegensatze zu KHAINSKY ebenfalls auf Grund von Verdauungsversuchen an *Arcella* dazu, von „diesen stark färbbaren Stoffen im Chromidialsubstanzgerüst und Kern als von Chromatin sprechen zu dürfen“, nachdem das Vorhandensein von Nucleinen wahrscheinlich gemacht worden war.

Eine Umwandlung der Chromidialsubstanz in Glykogentropfen, wie sie von ELPATIEWSKI (7) für *Arcella*, von ZUELZER (29) für *Difflugia*, oder in Pigment für *Actinophrys* von HERTWIG (12) und für *Euglypha* von POPOFF (19) angegeben wurde, konnte ich nicht feststellen.

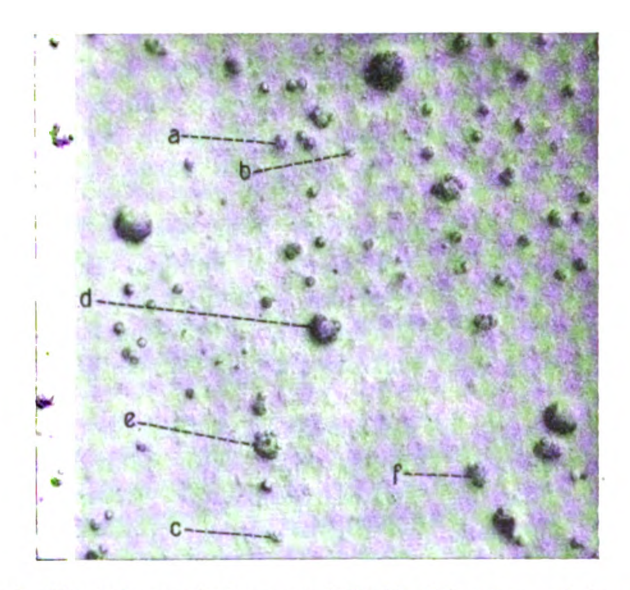
Im vegetativen Zustande der Zelle lagerte die chromidiale Schicht gleichmäßig um den Kern im hinteren Teile der Schale. Ihr Zunehmen läßt sich nach der Kernumordnung vor der Teilung aus den Bildern 7—12 leicht verfolgen. Die neuen Tochterindividuen zeigen häufig noch eine dunklere Färbung infolge Kondensation des Chromidiums.

Am auffälligsten ist der Chromatinreichtum in den Stadien der multiplen Kernteilung (Fig. 24—34). Man kann hier von einer Hyperchromatizität des Plasmas (SALVATORE COMES (4)) sprechen. Die Zelle ist imstande, den Überschuß an Chromidium langsam zu verringern und für Assimilation und Wachstum zu verwenden. Die bedeutende Größe mancher Tiere (Fig. 34) mit bereits rückgebildetem Chromidium auf einen normalen Stand ist wohl nur auf den trophischen Charakter des Chromidiums zurückzuführen. Nur selten ließ sich an überreichen Tieren eine Kondensation in Körnchen (Fig. 25, 27) erkennen.

6. Plasmogamie und Degeneration.

Vielfach traten auf den Kulturen sogenannte plasmogamische Erscheinungen auf, wie sie auch SCHÜSSLER für seine Agarkulturen angibt. Besonders auf trocknerem (2 %) Agar, auf solchem mit reicherem Gehalte an anorganischen und organischen Stoffen, bei Züchtung unter höheren Temperaturen oder auf älteren, reichbe-

setzten Kolonien vereinigten sich die Tiere mit ihren Pseudopodien in der Nähe der Austrittsstelle des Plasmas aus der Schale zu Gruppen von mehreren (2—20) Individuen (Fig. 4, 6, Textfigur B). Wurden die Tiere in solchem Zustande auf neue Nährböden übertragen, so trennten sie sich häufig — wenn sie nicht schon durch das Ausstreichen mechanisch getrennt worden waren —, um nach einiger Zeit unter den gleichen Umständen wieder dieselben Verschmelzungsgruppen zu bilden. Nicht alle Tiere traten so zusammen. Viele



Textfig. B. Einzeltiere und plasmogamische Vereinigungen auf Agarplatten. *a—c* Einzeltiere, *d—f* Plasmogamische Verschmelzungen.

blieben getrennt und zeigten erst nach längerer Zeit andere verwandte Erscheinungen.

Wurden jene Gruppen in ihrem Zustande belassen, so traten an ihnen immer deutlicher degenerative Zustände auf. Sie blieben anfangs nur mit ihren Pseudopodien vereinigt, verschmolzen aber dann weiter zu einem einzigen größeren Verbande und boten so Bilder, wie sie auch bei unterbliebener Zellteilung nach multipler Kernteilung zustande kommen konnten.

Am Kern, dem deutlichsten Bestandteile der Zelle, zeigen sich in den Präparaten weitgehende Veränderungen. Der Binnenkörper wird unregelmäßig gestaltet (Fig. 4, 6, 36), es treten Vakuolen in ihm auf (Fig. 37), die Kernmembran verschwindet allmählich und

damit die Grenzen zwischen Kern und Plasma (Fig. 38) und schließlich ist nur noch ein ganz kleines Kernkörperchen zu finden (Fig. 39), bis auch dieses sich auflöst.

Im Plasma der Zelle ist inzwischen eine Desorganisation seiner Bestandteile eingetreten. Die Abgrenzung in einen vorderen helleren, chromatinärmeren und hinteren chromatinreicheren Bezirk hört auf (Fig. 36), nur die Umgebung des verschwindenden Kernes zeigt noch eine dunklere Färbung. Die birnförmige Zellgestalt bleibt nach dem Auflösen der Schale nur in allgemeinen Umrissen erhalten; an allen Seiten sind kurze Plasmaausläufer (Pseudopodien?) zu sehen. Zuletzt ist die absterbende Zelle in den Präparaten nicht mehr als solche zu erkennen.

Nur wenig sind von diesen Vorgängen jene an den vollständig plasmogamisch verschmolzenen Tieren unterschieden. Die Kerne liegen in dem dunklen, manchmal gegen den Mittelpunkt der Gruppe etwas heller gestreiften Plasma gegen den freien Rand zu (Fig. 40), die scharfen Kerngrenzen verschwinden ebenso allmählich; bis zuletzt ist von den Bröckeln des Binnenkörpers ein größeres oder kleineres Stück erhalten geblieben (Fig. 41). Die einzelnen Kerne in einem solchen Haufen zeigen die verschiedensten Stadien nebeneinander.

Kernverschmelzungen konnte ich nicht feststellen. Die Abbildungen 24—34 sind sicher Kern- und Zellteilungsstadien und nicht vielleicht in anderer Richtung als Verschmelzungen zu deuten. Ich muß dies ausdrücklich hervorheben, da Schüssler (24) das Verschmelzen von Kernen zu solchen mit 2—4 Caryosomen und auch deren Verschmelzung angibt. Auch Schaudinn (20) beschreibt bei *Chl. stercorea* „die Entstehung von Riesenindividuen, bei denen alle Kerne (von 8—12 Einzeltieren) zu einem Riesenkerne verschmolzen“. Mir selbst stehen von der anderen Art aus Schlangen Präparate zur Verfügung, die eine gleiche Kernverschmelzung wahrscheinlich machen (Fig. 47, 48).

Plasmogamie bei Thalamophoren ist bereits in einer größeren Zahl von Fällen bekannt geworden, welche entsprechend den jedesmaligen Einzelerscheinungen auch ganz verschiedene Deutungen erfahren haben.

Wir sehen zuerst eine bloße Verschmelzung der äußeren Pseudopodien. Die Verbindungen können auch selbständig wieder gelöst werden, ohne daß irgendwelche bemerkbare Veränderungen an den Tieren vorgegangen sind (*Euglypha alveolata* Duj. nach Blochmann (3)). Diese Lösung kann auch erst durch äußere mechanische Eingriffe erzielt werden (Klopfen bei *Arcella* nach Khainsky (15),

Ausstreichen auf neuem Nährboden bei *Chlamydophrys*). Die Individuen können vollständig verschmelzen (*Euglypha alveolata* nach POPOFF (19)), dabei die Kerne getrennt bleiben (bei *Arcella* nach ELPATIEWSKI (7)), bei *Hyalosphenia*, *Trinema*, *Nebela*, *Euglypha*, *Difflugia* nach AWERINZEW (2)) oder zu Riesenkernen verschmelzen (bei *Chlamydophrys stercorea* und *Centropyxis aculeata* nach SCHAUDINN (20), *Chlamydophrys schaudinni* nach SCHÜSSLER (24)). Das Tier kann sich in seiner alten Schale encystieren (PROWAZEK) oder eine neue größere Schale entstehen lassen (KHAINSKY, *Arcella* (15)). Die Primärkerne können dann erhalten bleiben (*Arcella*, KHAINSKY (15) oder teilweise (*Difflugia* nach ZUELZER (29)) oder ganz (*Arcella* nach ELPATIEWSKI, die sämtlichen Fälle bei AWERINZEW) rückgebildet werden.

Das weitere Schicksal dieser Produkte wurde nicht immer verfolgt. SCHAUDINN (20) erwähnt Knospung zu einem gewöhnlichen Tiere für *Centropyxis aculeata*; bei *Euglyphea alveolata* „kroch das neue Individuum mit größerer und unregelmäßiger Schale lebhaft mehrere Tage im Tropfen umher, um sich schließlich zu encystieren (BLOCHMANN (3)). Diesen Beobachtungen von Degeneration der Primärkerne und Encystierung sind nach SWARZEWSKI (26) wohl die Beobachtungen von RHUMBLER an *Cyphoderia*, von BÜTSCHLI an *Arcella* (1875), JAWORSKI an *Difflugia globosa* und R. HERTWIG an *Arcella* und *Echinopyxis aculeata* anzureihen. Sie führen zur Chromidiogamie von *Arcella* nach den Untersuchungen SWARZEWSKI's. Diese besteht in: Vollständiger Verschmelzung der Plasmen zweier Tiere, Degeneration der Primärkerne, Bildung von *Nuclearia*-Tieren mit Kernen aus den verschmolzenen Chromidien.

Diese Übergänge bei den unbedingt verwandten Vorgängen an verschiedenen Tieren, die auch an einer einzelnen Art auftreten können (*Centropyxis aculeata* nach SCHAUDINN, *Arcella* nach den verschiedenen Autoren) sind vielleicht nur eine morphologisch physiologische Reihe. Man kann aber mit großer Wahrscheinlichkeit die ausgesprochene Chromidiogamie von einer einfachen Plasmogamie sich abgeleitet denken. Ausgangspunkt und Endpunkt dieser Reihe stehen einander allerdings scharf gegenüber und SCHAUDINN selbst sprach „jeder Verbindung erwachsener Tiere, sei es vorübergehend oder dauernd, einen Einfluß auf die Entstehung amöboider Fortpflanzungskörper ab“ (zitiert nach ELPATIEWSKI (7)). Diesen Standpunkt nimmt auch KHAINSKY ein; die durch SWARZEWSKI gefundene Chromidiogamie von *Arcella* (26) läßt aber nur diese eine Deutung zu.

Die Bedeutung gametischer Vorgänge für die Erhaltung orga-

nischen Lebens ist zu oft gründlich erörtert worden, als daß ich hier darauf eingehen sollte. Die Forderung sexueller Vorgänge in irgendeiner Form bei allen Protozoen ist unbedingt berechtigt und eine der fruchtbarsten Arbeitshypothesen. Wir sehen, daß die Befruchtung nicht auf eine Art und Weise innerhalb einer Klasse oder Art beschränkt bleibt (Gamogonie und Chromidiogamie bei *Arcella*) und es ist ganz gut möglich, daß sich ein komplizierterer Vorgang (Chromidiogamie) aus einem scheinbar einfachen (Plasmogamie) entwickelt haben kann.

Der Begriff „Gamie" sollte aber nicht auf bloße zellige Vereinigungen ausgedehnt werden, wie dies Khainsky (15) will. Er wäre auf „sexuelle Vereinigungen" zu beschränken und nicht auch auf „sexuell ähnliche" zu erweitern. Das Wort Plasmogamie wäre aus diesem Grunde zu vermeiden. Da aber bei den gametischen Prozessen nicht nur der morphologische Kern, sondern sicher auch das Plasma eine Rolle spielt als Träger generativer Einheiten (Generatüle Hatscheks (11)), so wäre trotz des noch stark hypothetischen Charakters unserer Vorstellungen darüber der Name Plasmogamie mit einem gewissen Vorbehalte vorläufig beizubehalten.

Diese Schwierigkeiten einer begrifflichen Fassung der Befruchtung sind ja auch bereits von R. Hertwig (13) in seinem Vortrage „über Wesen und Bedeutung der Befruchtung" gewürdigt worden.

Plasmogamie kommt nach Schaudinn bei *Centropyxis aculeata* „in alten Kulturen, auf denen zahlreiche Individuen auf engem Raum, aber bei reichlicher Nahrung zusammenleben" vor und ist bei *Chlamydophrys stercorea* noch häufiger zu beobachten. Die gleichen Bedingungen treffen auch zu für die Agarkulturen Schüssler's an *Chlamydophrys schaudinni* sowie meine eigenen. Von großem Einfluß sind sicher verschiedene anorganische und organische Nähr- und Reizstoffe und eigene und fremde Ausscheidungsprodukte. Den degenerativen Einfluß höherer Temperaturen (Zuelzer (29)) kann ich gleichfalls bestätigen. Bei den häufig geübten Kulturen im hängenden Tropfen, in welchem kein Ersatz des alten Wassers und daher eine Anreicherung jener Schädigungsstoffe, vor allen der aus dem eigenen Stoffwechsel, stattfindet, kommt es sehr leicht zu ähnlichen Erscheinungen, die nach meinen eigenen Erfahrungen an *Arcella* sehr bald eintreten und zu plasmogamischen Tieren mit ganz heller, dünner Schale führen. Derartige Bildungen sind mit Schaudinn nach den Beobachtungen an *Centropyxis* am besten als Mißbildungen und die Vorgänge als pathologische zu bezeichnen. Sie sind durch die genannten und ähnliche, noch nicht klar erkannte

Faktoren veranlaßt und führen in ihrem weiteren Verlaufe zu Degeneration und Absterben.

Es ist von vornherein anzunehmen, daß dabei individuelle und Artverschiedenheiten verlangsamend und beschleunigend wirken können. Diese innere Kraft der Widerstandsleistung kann dann bei manchen Formen zur Encystierung und weiteren Ausbildung einer neuen Art der Fortpflanzung, geschlechtlich und ungeschlechtlich, geführt haben, von denen wir bei manchen Formen nur die Anfangsstadien sehen (*Chlamydophrys*), während sie bei anderen (*Arcella*) schon zu einer befestigten Erscheinung im normalen Lebenskreise der Art geworden sind.

Über die Bedeutung der einfachen Plasmogamie kann R. HERTWIG (14) nur „vermuten, daß die dadurch bedingte Vermischung verschiedener Protoplasmen irgendwelche günstige Bedingung für die Assimilation liefert". Vielleicht steht damit in Beziehung die Anordnung von 2—15 Individuen um einen Nahrungskörper (SWARZEWSKY für *Arcella* (26)).

Vielleicht ist die Plasmogamie auch auf eine Armut an generativen Substanzen im Plasma oder Kern zurückzuführen, die durch einen gametischen Vorgang wieder behoben würde. Spätere Untersuchungen werden wohl Klarheit in diese noch recht wenig bekannten Vorgänge bringen.

Neben der aus plasmogamischen Erscheinungen hervorgehenden Degeneration kommt in den Kulturen auch noch eine verhältnismäßig einfache vor. Sie tritt immer in Monate alten Kolonien auf, auch ohne besondere Schädigungen durch Fremdstoffe. Es kommen dabei große individuelle Verschiedenheiten vor, indem neben degenerativen Tieren sich ganz normale finden, die im Gegensatze zu den ersteren bei einer neuerlichen Überimpfung sich rege vermehren.

Bis zu einem gewissen Grade zeigt auch hier der Kern eine größere Widerstandskraft als das Plasma. Die sonstigen Erscheinungen decken sich im allgemeinen mit den früher beschriebenen Degenerationsbildungen. Die Zelle behält hier ihre birnförmige Gestalt bis zum Ende bei (Fig. 42, 43). Wir finden die gleiche Desorganisation des Plasmas, den Zerfall des Chromidiums und seine gleichmäßige Verteilung im ganzen Plasma, zuletzt sein völliges Verschwinden. Die Nahrungskörper (Bakterien, Fig. 35, 42) sind im ganzen Plasma verteilt und werden scheinbar nicht mehr verdaut. Die Kernmembran verschwindet (Fig. 42), der Binnenkörper schwillt etwas auf, büßt stark an Färbbarkeit ein und löst sich schließlich ganz im Plasma auf, Vorgänge, wie sie von SWARZEWSKI,

Schirch und Khainsky auch bei *Arcella* beobachtet wurden. Eine solche Zelle, die zuletzt zerfließt, ist nach dem Erlöschen aller Lebenstätigkeit bereits als tot zu bezeichnen.

---

7. Zusammenfassung und Schlufsbemerkungen.

Die in dem vorangehenden ausführlich behandelte *Chlamydophrys grata* (n. sp.?) wurde aus dem Eidechsendarm gezüchtet. Sie besitzt mit *Chl. schaudinni* Schüssler, die ebenfalls aus der Eidechse stammt, und mit der von Popoff (18) gefundenen Form eine Reihe gemeinsamer Züge (vor allem eine ähnliche Mitose des Kerns), die bei Berücksichtigung der sie trennenden besonderen Eigentümlichkeiten dafür sprechen, sie als eine Gruppe zusammenzufassen und der von Schaudinn genau untersuchten *Chl. stercorea* gegenüber zu stellen.

Die Kultur der hier bearbeiteten Form erfolgte auf Agarplatten verschiedener Zusammensetzung. Besondere physiologische Einflüsse, die physikalischer Natur waren (trockenere Nährböden, höhere Temperatur) oder solche mehr chemischer Art (anorganische und organische Zufügungen zum Agar, eigene und fremde Ausscheidungsprodukte) führten zu abnormen Erscheinungen, die sich vor allem in Hypertrophie des Kerns und Hyperchromatizität des Plasmas sowie den vielfach bei Thalamophoren beobachteten und als Plasmogamie zusammengefaßten Prozessen zeigten. Letztere traten auch regelmäßig in älteren Kulturen mit zahlreichen Individuen auf engem Raum bei reichlicher Nahrung ein und führten in ihrem weiteren Verlaufe zu Degenerations- und Absterbeerscheinungen, die auch an einzelnen, nicht durch äußere Einflüsse geschädigten Individuen aus inneren Ursachen — höherem Alter — erfolgten.

Die Fortpflanzung geschieht durch eine einfache Zellteilung (Längsteilung, d. h. die Teilungsachse des Kerns und der Zelle sind senkrecht zur Zellachse) nach vorausgegangener mitotischer oder amitotisch-multipler Kernteilung, die durch sog. „cyclische" Umänderungen am Kern eingeleitet werden. Die unter normalen Verhältnissen eintretende, einfache Mitose läßt keine auf ein Centriol rückführbare centrodesmotische Bildungen an der Spindel oder im Plasma erkennen. Der Binnenkörper ist daher als Amphinucleus zu bezeichnen. Die amitotische multiple Kernteilung tritt hauptsächlich an überernährten Tieren mit reichem Chromidium auf. Nicht aus allen abgespaltenen Kernstücken entstehen neue Kern-

individuen, da kleinere Stücke im Plasma aufgelöst werden. Der pathologische Charakter dieser Tiere zeigt sich in dem häufigen Unterbleiben der sonst zu erwartenden Zellteilung; drei- und vierkernige, dabei funktionsfähige Tiere kommen häufig vor. Eine frühe Beseitigung der zum Teile aus der besonderen Zusammensetzung des Nährbodens sich ergebenden Schädigungen durch Überimpfung auf neue Nährböden führt zur Teilung und damit wieder zu einkernigen Tieren. Da sich dasselbe auch bei frühen Stadien der Plasmogamie erzielen läßt, beide biologische Erscheinungen aber ansonsten zur Degeneration und Absterben führen, ist eine bemerkenswerte Parallele zwischen ihnen gegeben.

Die Kultur von Protozoen auf Agarnährböden weicht von den Bedingungen, unter denen die Tiere sonst leben, meist erheblich ab und gibt Gelegenheit, die Wirkung besonderer experimenteller Faktoren an diesen zu studieren. Die Arbeiten der letzten Jahre über die Thalamophoren brachten stets eine Bereicherung unserer Kenntnisse über diese interessante Gruppe. Viele Probleme aber gibt es noch, die auf ihre Lösung warten.

8. *Chlamydophrys* sp.

Ich will noch mit wenigen Worten auf die zweite, von mir gezüchtete und im Vorangehenden bereits mehrfach erwähnte *Chlamydophrys*-Form eingehen. Ich erhielt diese aus dem Wassertrog eines kleinen Schlangenkäfigs im Institute. Die Kultur erfolgte ebenfalls auf Agarplatten von der geschilderten Zusammensetzung.

Diese wahrscheinlich neue Species war von der anderen deutlich unterschieden, schon durch ihr ganz anderes Aussehen auf den Platten (vgl. Fig. 44, 45 mit Fig. 1!). Ihre Größe war ungefähr die gleiche, doch scheinen bedeutendere Schwankungen um eine Mittelgröße herum nichts seltenes zu sein (Fig. 45). Die vordere Plasmazone war von der hinteren Chromidialschicht stets deutlich gesondert; es gibt hier nicht den allmählichen Übergang von der einen Schicht in die andere. An dieser scharfen Grenze lagen die Excretkörnchen. Da diese Körnchen immer ihre bestimmte Lage einhielten und nur selten tiefer in der chromidialen Schicht, in der Umgebung des Kernes, zu sehen waren, bildete die Abgrenzung dieser Schichten auch im lebenden Zustande ein ganz charakteristisches Merkmal für diese Form. Nur an älteren Kolonien war dieses Kennzeichen weniger ausgeprägt, doch in jeder davon neu angelegten Kultur trat es sofort ganz scharf hervor, so daß ich die Anordnung dieser Excret-

körnchen für eine spezifische, für diese *Chlamydophrys* charakteristische halten muß.

Bewegung, Nahrungsaufnahme und Vacuolenbildung zeigten keine besonderen Kennzeichen. Nur die vordere Hälfte des Tieres war von stark wechselnder Gestalt, als wenn dort überhaupt keine Schale vorhanden wäre. Die hintere Hälfte des Tieres dagegen war beständiger in ihren Umrissen.

Sehr häufig kamen Tiere mit 2—4 Kernen vor (Fig. 45). Besonders auf dicht besetzten Kulturen unter den anderen, schon früher erwähnten Bedingungen waren diese sehr häufig und es traten dann viele Mißbildungen auf, deren Entstehung und weiteres Schicksal ich noch nicht verfolgen konnte.

Besonders häufig zeigten sich Individuen mit scheinbar normalem Plasma, doch mit einem sog. „Riesenkern", wie ihn auch Schaudinn und Schüssler schon angeben (Fig. 46). Der Binnenkörper hat normale Größe, doch der periphere Kernraum ist ungeheuer groß geworden und rechtfertigt die genannte Bezeichnung. Es fanden sich sodann Tiere mit mehreren Binnenkörpern im Kern (Fig. 47), Bildungen, die ebenfalls bereits angegeben wurden. Wahrscheinlich führt dieses Stadium zu dem in Fig. 48 abgebildetem hinüber mit zwei noch stark genäherten Kernen. Doch ist natürlich auch der umgekehrte Weg der Verschmelzung denkbar. Ich selbst sah aber sehr häufig derartig gestaltete Individuen mit zwei Kernen, wie diese allmählich auseinander rückten und dabei sich auch die Chromidialsubstanz auf zwei, manchmal recht ungleiche Teile verteilte. Das vegetative Protoplasma drang dann von beiden Seiten zwischen die auseinander weichenden Hälften und schließlich erfolgte die Trennung in zwei Individuen.

Alle Übergänge zwischen den einzelnen, oft sehr sonderbaren Stadien konnte ich noch nicht feststellen. Auch habe ich noch keine mitotische Teilung finden können neben der amitotischen. Ich hoffe, daß es mir noch gelingen wird, den Zusammenhang all dieser Bildungen mit diesem eigenen, pathologischen Charakter festzustellen.

---

9. Literaturverzeichnis.

1) Arndt: Über generative Vorgänge bei Amoeba chondrophora. Arch. f. Protistenk. Bd. 34, 1914.

2) Awerinzew: Die Süßwasserrhizopoden. Lief. 1 allg. Teil. Travaux Soc. Naturalistes, St. Petersburg, T. XXXVI. Lief. 2.

3) Blochmann: Zur Kenntnis der Fortpflanzung von Euglypha alveolata Duj. Morph. Jahrb. Bd. 13, 1888.

4) COMES, SALVATORE: Untersuchungen über den Chromidialapparat der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 12, 1907.
5) DOBELL: Amoeba lacertae HARTM., A. glebae n. sp., A. fluviatilis n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 34, 1914.
6) DOFLEIN, F.: Lehrbuch der Protozoenkunde. III. Aufl. 1911.
7) ELPATIEWSKI: Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris DUJ. Arch. f. Protistenk. Bd. 10, 1907.
8) GLÄSER, H.: Untersuchung über die Teilung einiger Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 25, 1912.
9) HARTMANN: Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena (G. Fischer) 1911.
10) HARTMANN und PROWAZEK: Blepharoblast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10, 1907.
11) HATSCHEK, B.: Hypothese einer organischen Vererbung. Ein Vortrag, gehalten auf der 77. Vers. deutscher Naturf. und Ärzte 1905. Leipzig (Wilhelm Engelmann) 1905.
12) HERTWIG, R.: Über die physiologische Degeneration von Actinophrys eichhorni. Festschrift für ERNST HAEKEL 1904.
13) —: Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsberichte der math.-physik. Klasse der Akad. München 1902.
14) —: Die einzelligen Organismen. Kultur der Gegenwart. III. T. IV. Abt. 2. Teil, 1913.
15) KHAINSKY: Untersuchungen über Arcellen. Arch. f. Protistenk. Bd. 21, 1911.
16) KLITZKE, MAX: Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernentwicklung bei den Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 36, 1916.
17) KUCZYNSKY: Untersuchungen an Trichomonaden. Arch. f. Protistenk. Bd. 33, 1914.
18) POPOFF, M.: Über die Teilung von Amoeba sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 22, 1911.
19) —: Über die geschlechtliche Fortpflanzung von Euglypha alveolata DUJ. Arch. f. Protistenk. Bd. 25, 1912.
20) SCHAUDINN, F.: Über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arbeiten aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte Bd. 19, 1903.
21) —: Gesammelte Arbeiten. Hamburg 1912.
22) SCHEWIAKOFF, M.: Über die karyokinetische Kernteilung bei Euglypha alveolata DUJ. Morph. Jahrb. Bd. 13, 1888.
23) SCHIRCH: Beiträge zur Kenntnis des Lebenscyklus von Arcella vulgaris und Pelomyxa palustris. Arch. f. Protistenk. Bd. 33, 1914.
24) SCHÜSSLER, H.: Chlamydophrys schaudinni n. sp. Vorläufige Mitteilung. Arch. f. Protistenk. Bd. 22, 1911.
25) SIEDLECKI: Über die Bedeutung des Caryosoms. Bull. ac. Sc. Krakau 1905.
26) SWARZEWSKI, B.: Über die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris. Arch. f. Protistenk. Bd. 12, 1908.
27) VEJDOWSKY, F. u. MRÁZEK, A.: Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Nach Untersuchungen am Rhynchelmis-Ei. Arlh. mikr. Anat. Bd. 62, 1903.
28) WASILIEWSKI-HIRSCHFELD: Zur Technik der Amöbenuntersuchung. Hygienische Rundschau Jahrg. 19, 1909.
29) ZUELZER, M.: Beiträge zur Kenntnis von Difflugia arceolata. Arch. f. Protistenk. Bd. 4, 1904.



10. Tafelerklärung.

Die Figuren sind mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparates, REICHERT's homog. Ölimmersion und Oc. 18 entworfen und entsprechen ungefähr einer 2250 fachen Vergrößerung. Die Figuren 1—3, 44 und 45 sind nach dem Leben, alle übrigen nach Präparaten hergestellt, die mit Sublimat-Alkohol (SCHAUDINN) fixiert und mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt wurden.

Tafel 4.

Fig. 1—3. Nach dem Leben.

Fig. 1. Einzeltier auf der Agaroberfläche mit Pseudopodien.

Fig. 2. Cyste von 2 Monate alter Kultur.

Fig. 3. Cyste von 3 Tage alter Kultur.

Fig. 4—6. Vegetative Stadien.

Fig. 4. Plasmogamisch vereinigte Tiere, Kern mit Zeichen beginnender Degeneration.

Fig. 5. Normale Individuum, helle Plasmabildung an den Kernpolen.

Fig. 6. Plasmogamisch vereinigte Tiere mit Nahrungskörpern.

Fig. 7—11. Vorbereitungsprozesse zur Kernteilung.

Fig. 7. Kondensierung des Außenchromatins.

Fig. 8. Ansammlung des Außenchromatins an der Kernmembran, beginnender Zerfall des Binnenkörpers.

Fig. 9. Durchtritt des Außenchromatins durch die Kernmembran ins Plasma. Weiterer Zerfall des Binnenkörpers.

Fig. 10. Eigenartige Chromatinanordnung im Kern; keine mitotische Teilungsfigur.

Fig. 11. Verbreiterung der Zelle in Richtung der Teilungsachse; Plasmakappen verbreitern sich mantelartig um den Kern.

Fig. 12—13. Mitose des Binnenkörpers.

Fig. 12. Tonnenförmige Spindel mit Tochterplatten. Plasmakappen noch sichtbar.

Fig. 13. Streckung der Spindel. Plasmakappen verschwunden.

Fig. 14—23. Zellteilung nach mitotischer Kernteilung.

Fig. 14. Chromatinarme Tochterkerne, Chromatin noch in Spindel-Plattengestalt.

Fig. 15. Entfernung der Tochterkerne bei Streckung der Zelle.

Fig. 16. Beginnende Zelleinschnürung am aboralen Pol, Auflockerung der Chromatinplatten zum Binnenkörper.

Fig. 17. Einschnürung am vorderen Zellpol, Ausbildung des Binnenkörpers.

Fig. 18. Zellteilung der Kernaufdifferenzierung vorausgehend.

Fig. 19. Zellteilung fast vollendet, achromatischer Ring um den Binnenkörper.

Fig. 20. Beendete Zellteilung.

Fig. 21. Plasmakappen am Kern nach mitotischer Kernteilung vor Beginn der Zellteilung.

Fig. 22. Anaplasis des Kerns der Zellteilung vorauseilend. Plasmakappen.

Fig. 23. Vollendete Anaplasis des Kerns mit beginnender Zellteilung.

Fig. 24—34. Amitotisch multiple Kernteilung.

Fig. 24. Hyperchromatische Zelle mit zerstückeltem Binnenkörper, deutlichem achromatischen Netzwerk im Kernlumen, zonenförmigem Plasmagürtel um den Kern.

Fig. 25. Trennung der Chromatinstücke im Kern, deutliche Plasmakappen, beginnender Rückgang der Hyperchromatizität der Zelle.

Tafel 5.

Fig. 26. Streckung des Kerns, Trennung der Chromatinstücke.

Fig. 27. Auflösung der Kernmembran.

Fig. 28. Durchschnürung des Kerns.

Fig. 29. a) Kerndurchschnürung, mehrere Chromatinstücke in jeder Hälfte.
b) Bildung der neuen Kerne, Chromatinstücke im Plasma.

Fig. 30. Teilung einer dreikernigen Zelle in zwei gleichgroße Tochtertiere.

Fig. 31. Zellteilung in eine einkernige und eine zweikernige Zelle. Resorption des einen Kerns in der zweikernigen Zelle.

Fig. 32. Zelle mit drei Kernen kurz nach deren Teilung.

Fig. 33. Ordnung des Chromatins zu Binnenkörpern, Auftreten der Plasmakappen.

Fig. 34. Beginnende Zellteilung, Plasmakappen.

Fig. 35—43. Plasmogamie und Degeneration.

Fig. 35. Mehrkernige Zelle mit wahllos verteilten Nahrungskörpern. Beginnende Degeneration.

Fig. 36. Drei plasmogamisch vereinigte Tiere mit Anzeichen der Degeneration in Plasma und Kernen.

Fig. 37. Fortschreitende Degeneration an plasmogamischen Tieren. Verschwinden des Chromidiums, Auflösung der Kernmembran, Vakuolisierung des Binnenkörpers.

Fig. 38. Weiterer Zellverfall. Allseitige Plasmafortsätze.

Fig. 39. Endstadium der Degeneration.

Fig. 40. Plasmogamisches Stadium mit vielen Kernen auf verschiedenen Stufen der Degeneration.

Fig. 41. Plasmogamische Bildung mit drei verschwindenden Kernen.

Fig. 42. Einzeln degenerierende Zelle. Desorganisation des Plasmas. Auflösung der Kernmembran, vergrößerter Binnenkörper.

Fig. 43. Schwach färbbare Zelle mit gleichem Kern am Ende der Degeneration.

Fig. 44—48. *Chlamydophrys sp.?*

Fig. 44, 45. Nach dem Leben.

Fig. 44. Tier am Nährboden mit Pseudopodien, bestimmter Lagerung der Sekretkörnchen.

Fig. 45. Drei Individuen in leichter Plasmogamie, eine Zelle zweikernig.

Fig. 46—48. Degenerationsstadien.

Fig. 46. Tier mit stark vergrößertem Kern.

Fig. 47. Individuum mit doppeltem Binnenkörper im Kern.

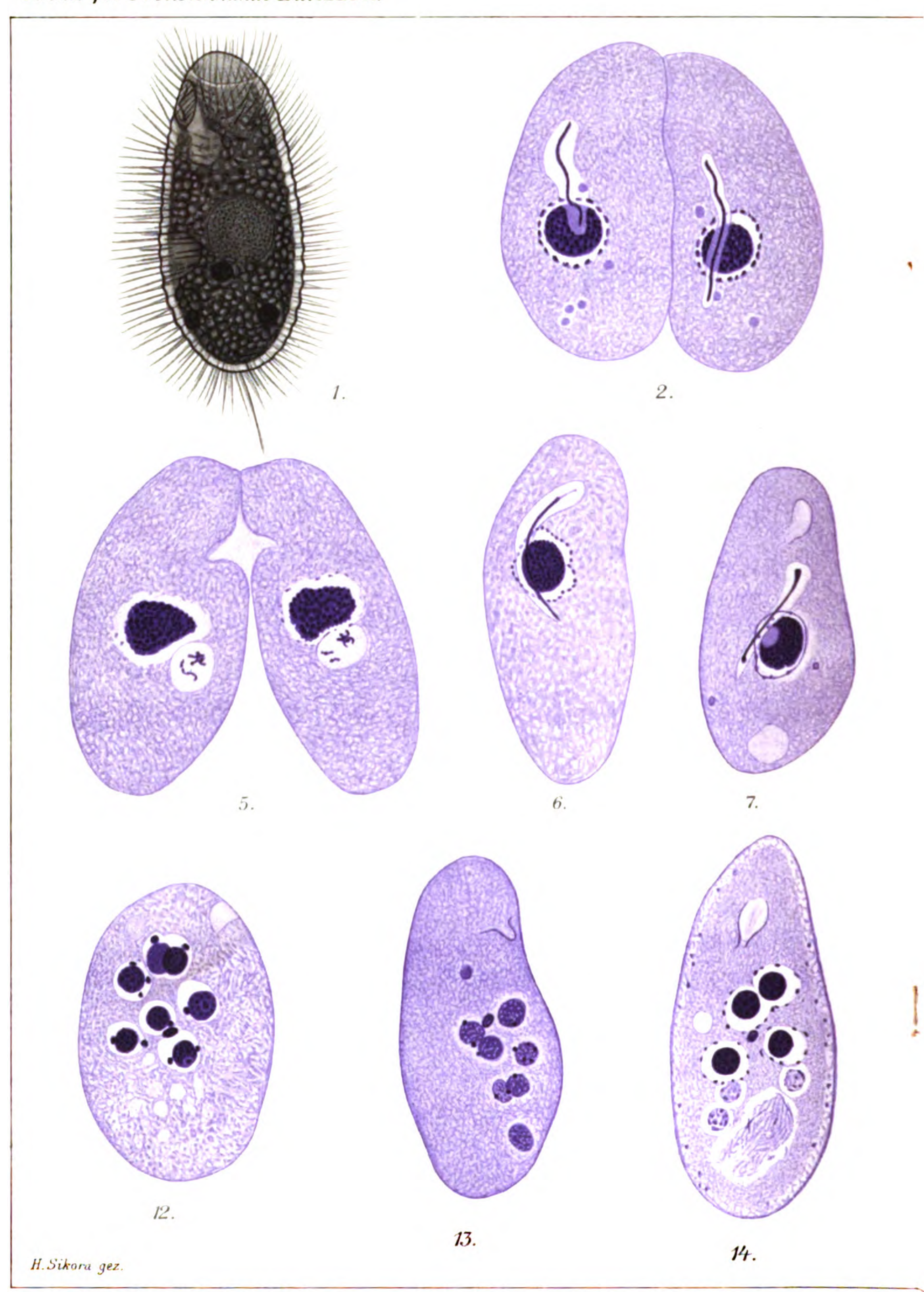
Fig. 48. Zweikernige Zelle vor der Teilung (?).

Tafel 6.

Fig. 49. *Chlamydophrys grata.* Giemsafärbung. Plasmakuppen an den Kernpolen, allmählicher Übergang der Chromidialzone in das vegetative Plasma.

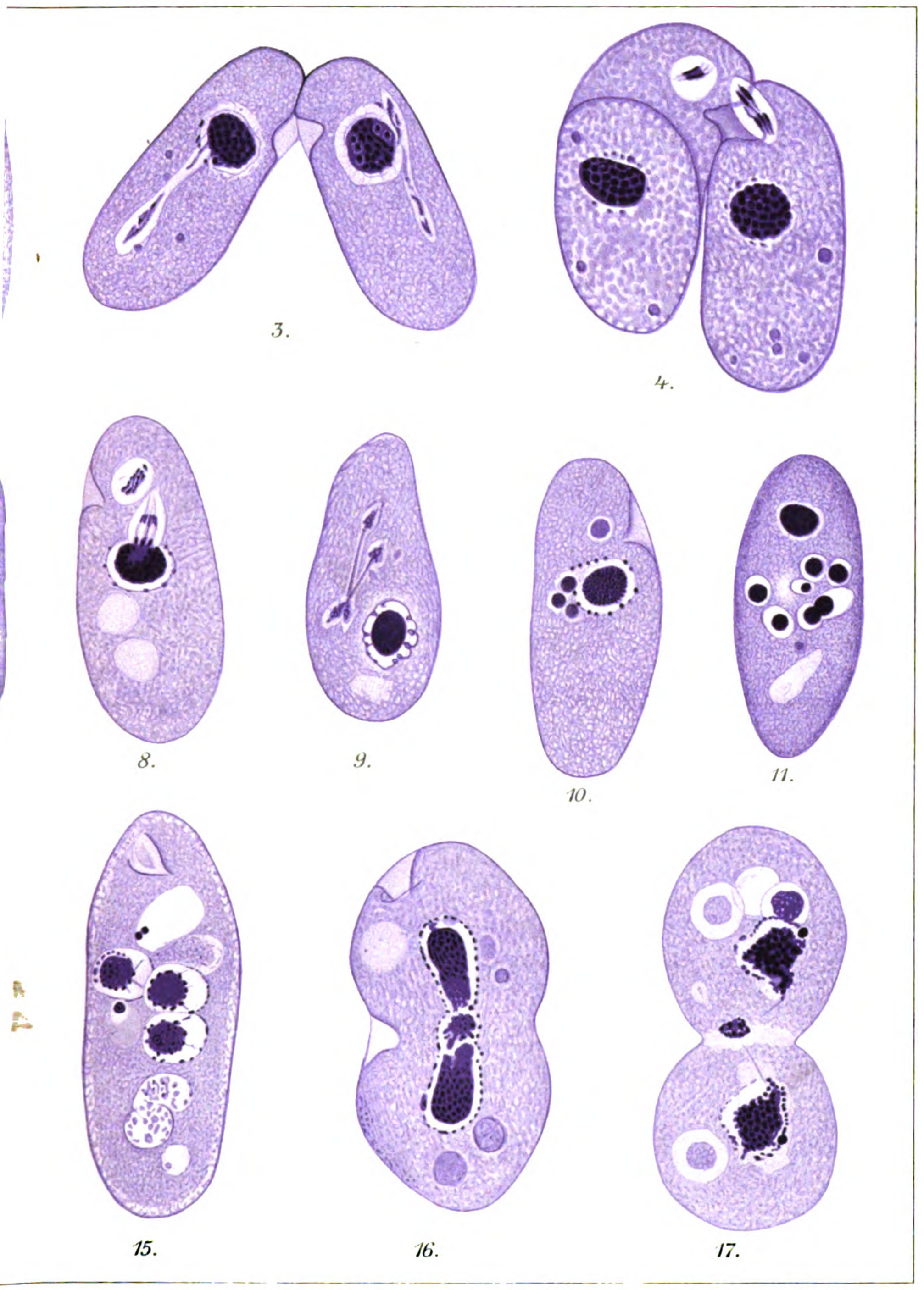
Fig. 50. *Chlamydophrys* sp. Giemsafärbung. Scharfe Grenze zwischen Chromidialzone und vegetativem Plasma.



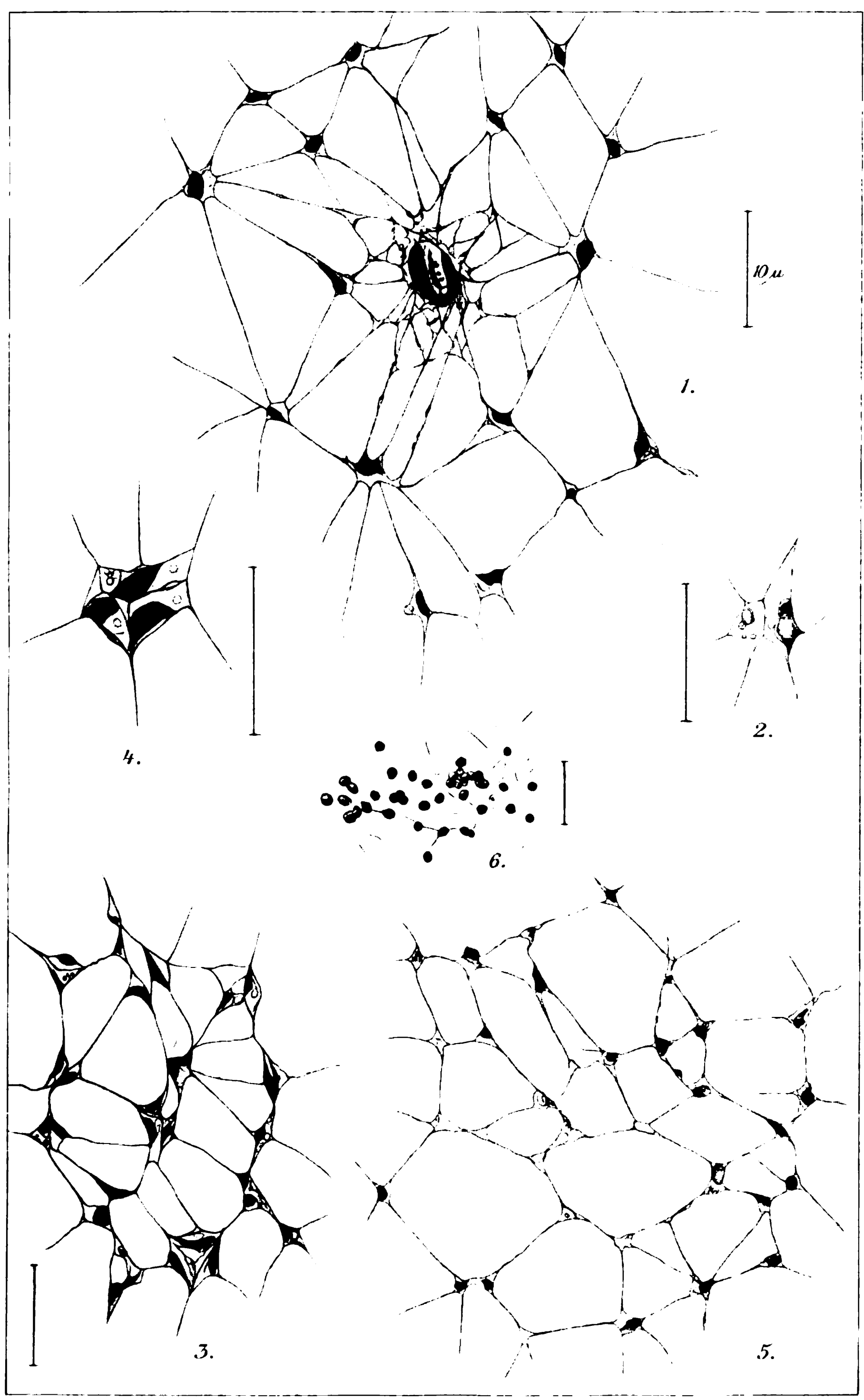


Behrend-v Prowazek

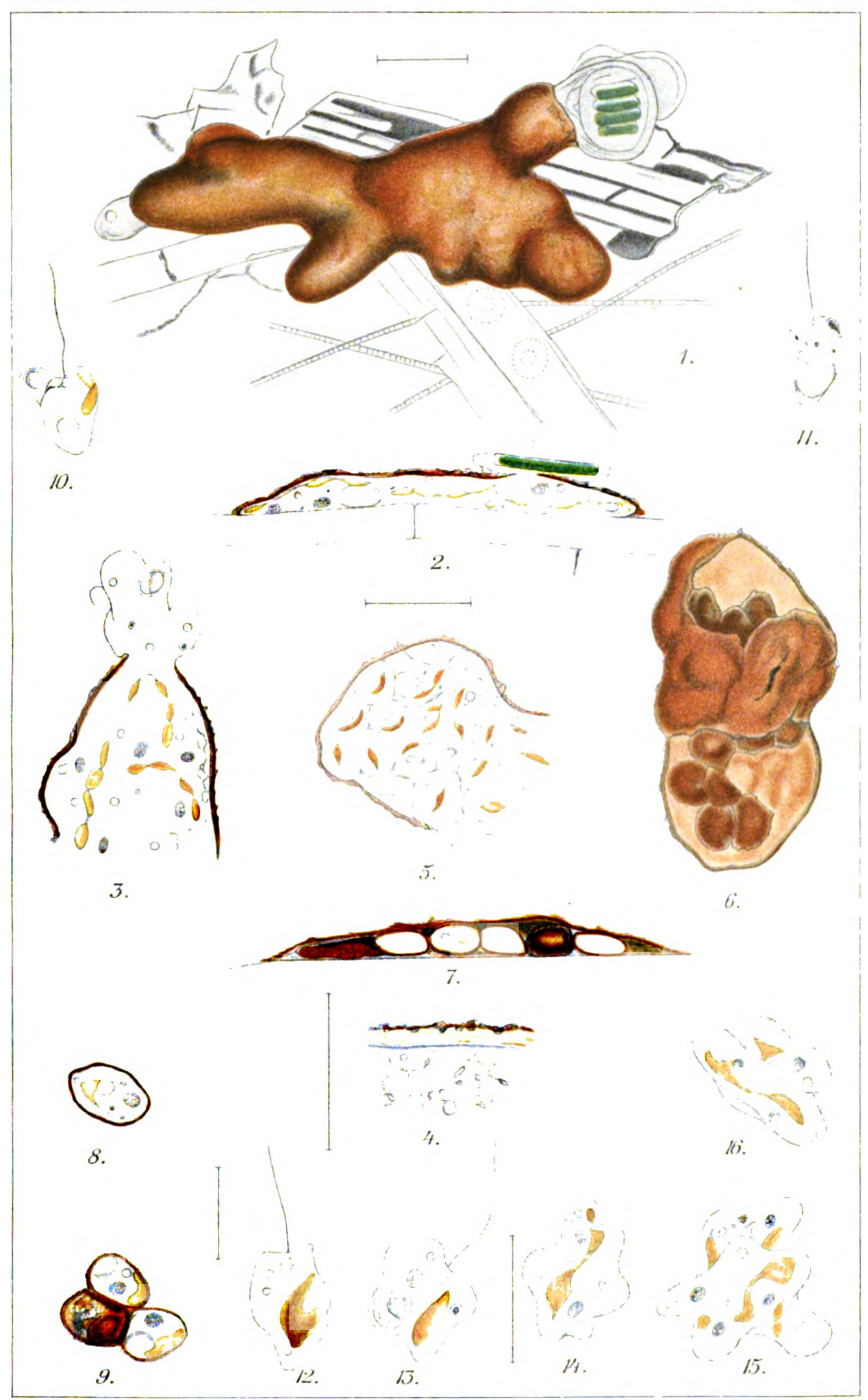
Verlag von Gustav F



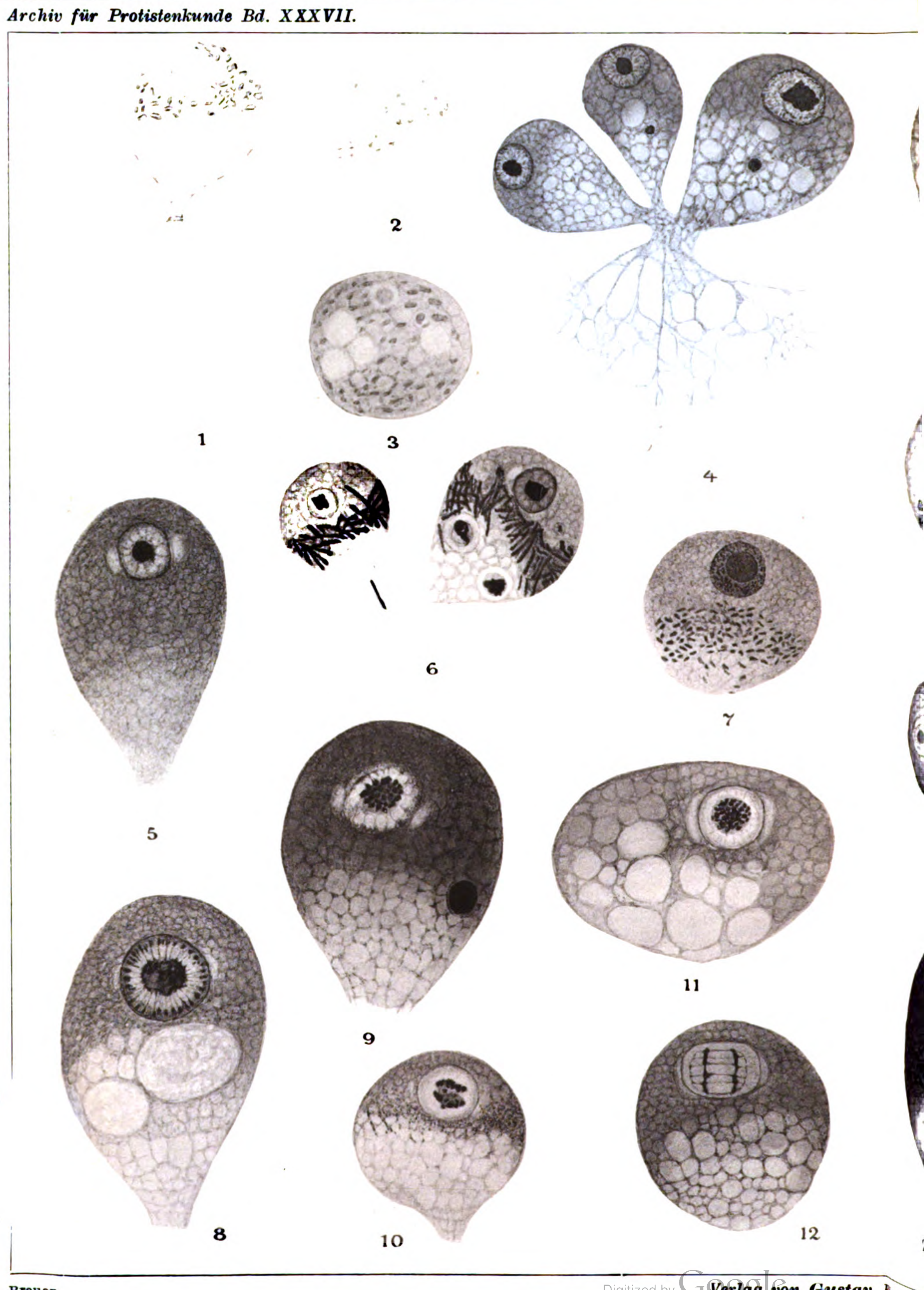
Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser Jena.



Pascher gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. E. Wesser, Jena

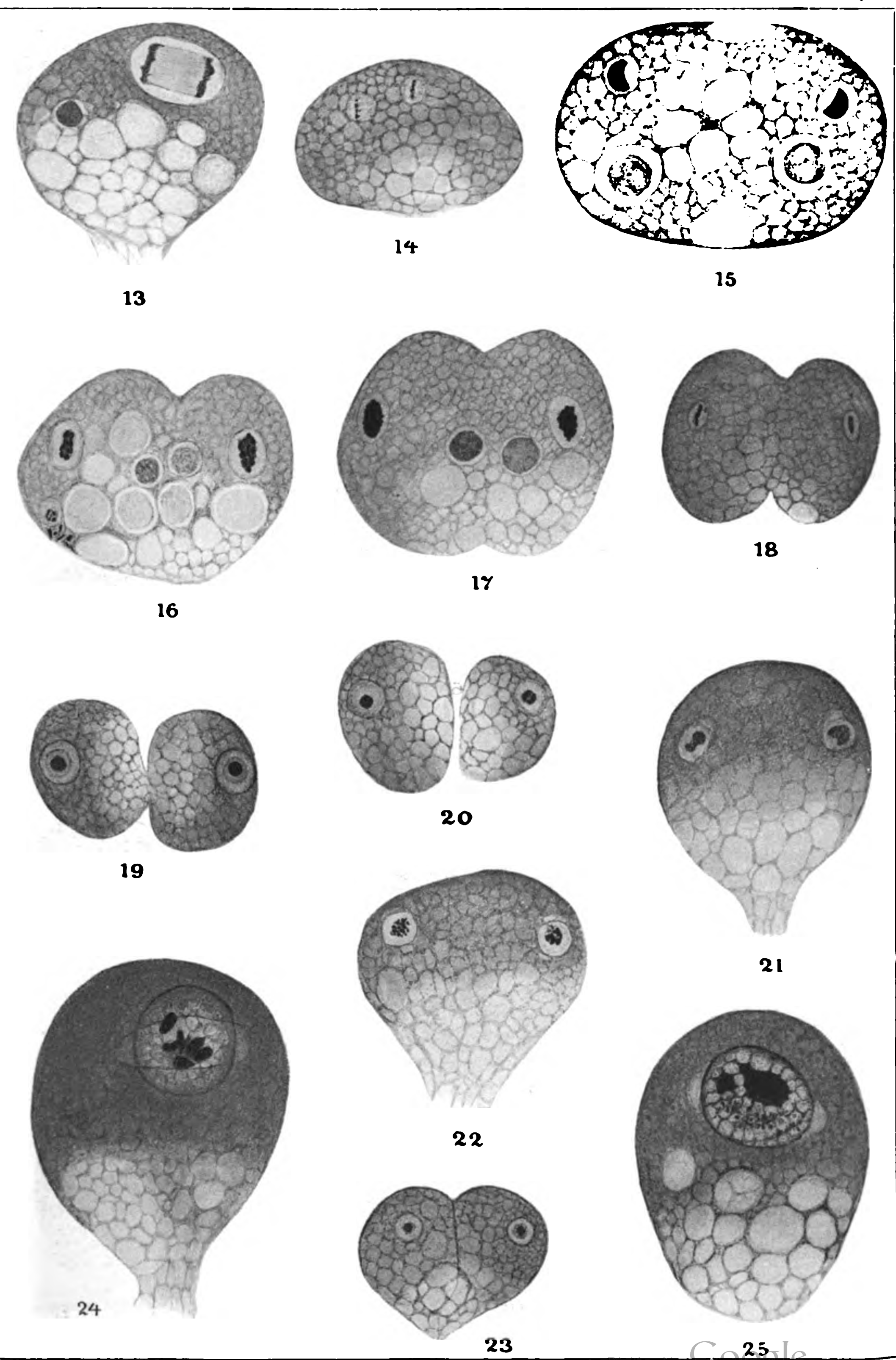


Pascher gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena

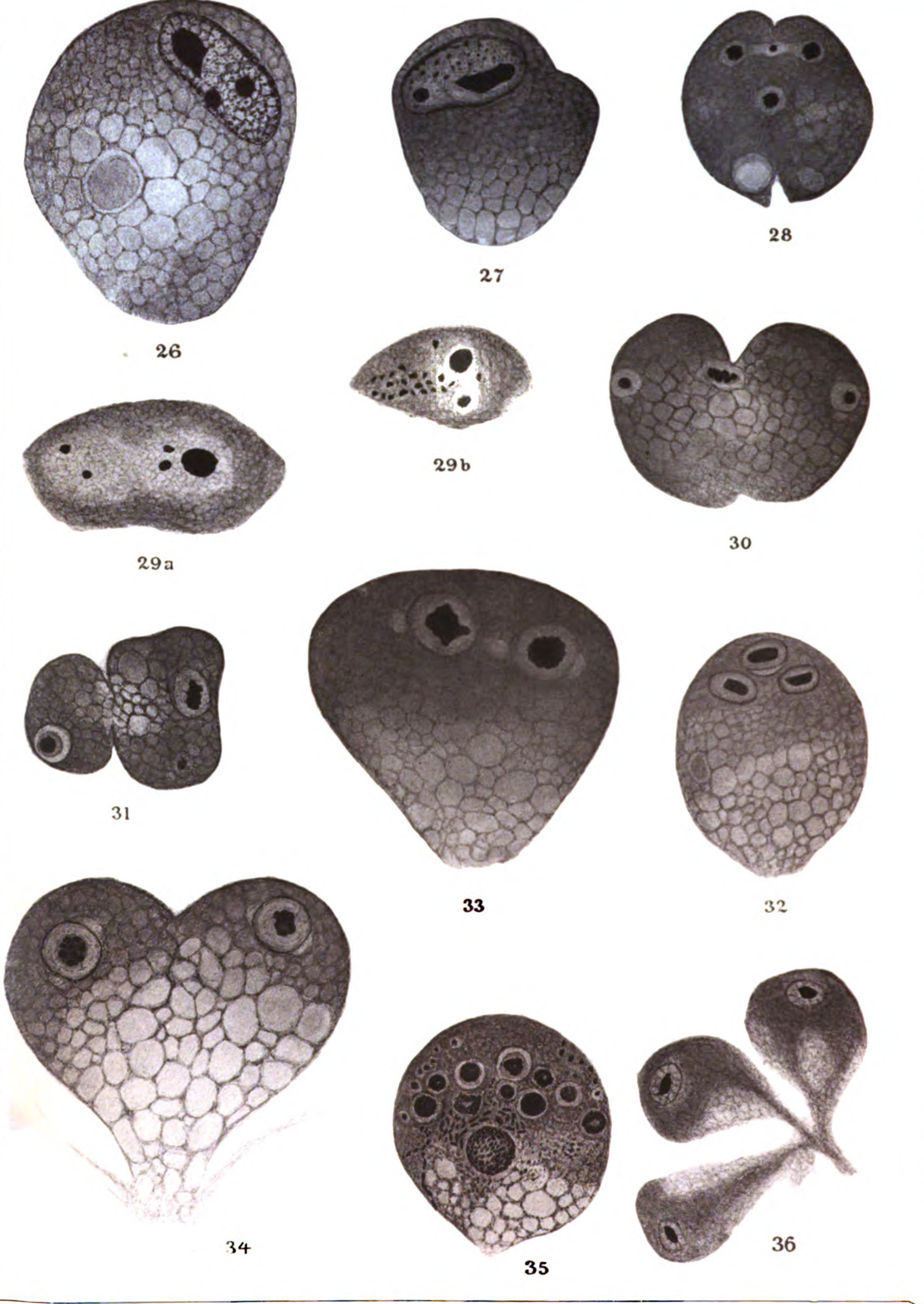


Breuer.

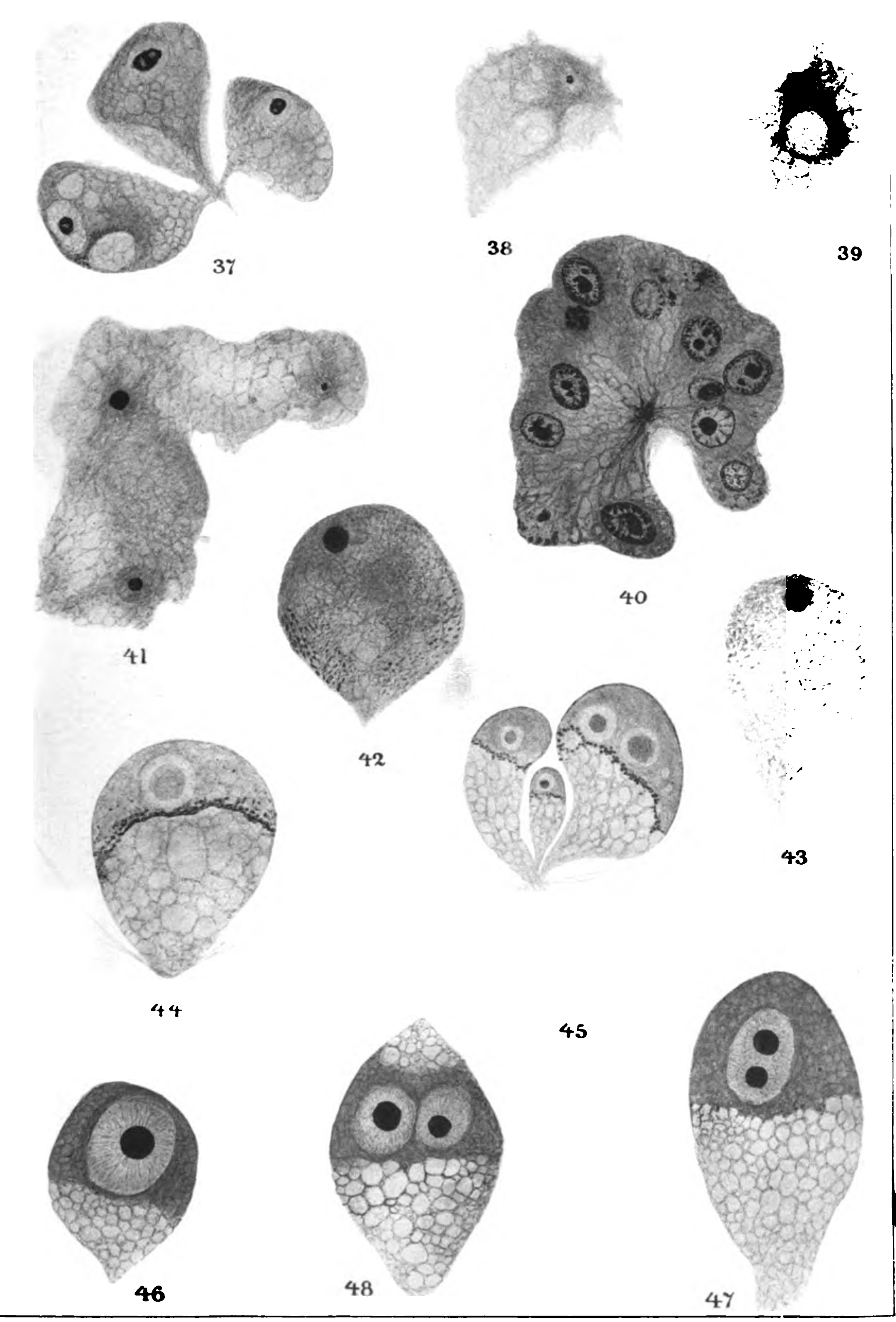
Verlag von Gustav Fischer in



w Fischer in Jena. J. B. Obernetter, München, reprod.



Breuer. Verlag von Gustav Fischer i



[...]av Fischer in Jena. J. B. Obernetter, München, reprod.

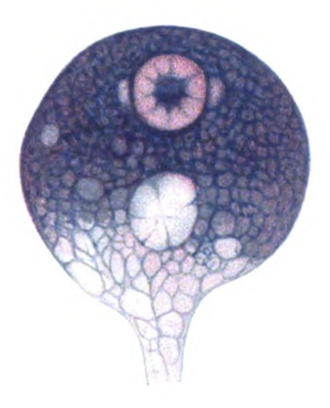


Fig. 49.



Fig. 50.

Breuer del. Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.** P.Weise, Lith. Jena.

Über den Lebenscyclus von *Difflugia lobostoma.*

Von
A. Goette.

(Hierzu Tafel 7—9 und 2 Textfiguren.)

Über die Vorgänge und Erscheinungen, die sich auf die Fortpflanzung der Thalamophoren des süßen Wassers beziehen, liegt allerdings schon eine ganze Reihe von Beobachtungen vor, die aber in keinem einzigen Fall sich lückenlos über den ganzen Lebenscyclus einer Spezies erstrecken. Es liegt dies an gewissen Schwierigkeiten der Beschaffung des Materials, die es mit sich bringen, daß der einzelne Beobachter nur einen Teil jener mannigfaltigen Erscheinungen zu Gesicht bekommt.

So ging es auch mir vor Jahren mit einer kleinen und nur wenige Monate dauernden Zucht von *Difflugia lobostoma,* weshalb ich die damaligen, in Zeichnungen und Notizen niedergelegten Beobachtungen nebst den zugehörigen Präparaten ruhen ließ, um sie bei passender Gelegenheit wieder aufzunehmen und zu ergänzen. Leider brachte mir dieses „nonum praematur in annum" nicht den gewünschten Erfolg. Trotzdem glaube ich jene unvollständige Untersuchung endlich doch veröffentlichen zu dürfen, weil sie immerhin einige neue Befunde zu den bisher bekannt gewordenen hinzuzufügen vermag.

Meine Beobachtungen betreffen die Entstehung verschiedener Amöben aus der genannten Difflugie und ferner die verschiedenen Vereinigungen der beschalten Tiere.

I. Die Entstehung der Amöben von *Difflugia lobostoma.*

Elpatiewsky hat bei *Arcella vulgaris* dreierlei amöboide Fortpflanzungskörper beobachtet: 1. größere agametische Pseudopodiosporen, 2. und 3. kleine copulierende Micro- und Macroamöben, die nur durch eine unbedeutende Größendifferenz verschieden sind. Diese Bezeichnungen sind aber deshalb zu beanstanden, weil sie bei der Abgrenzung zweier nah verwandter Kategorien von Fortpflanzungskörpern ein biologisches Merkmal (Spore) einer bestimmten Organisation (Amöbe) gegenüberstellen, als wenn die Pseudopodiosporen keine Amöben und die Micro- und Macroamöben keine Sporen wären, was aber durchaus nicht zutrifft. Ferner kann ich diese Namen für die entsprechenden Fortpflanzungskörper von *Difflugia lobostoma* deshalb nicht benutzen, weil ich diese nicht in dreierlei, sondern nur in zweierlei Formen kennen lernte, die allerdings durch ihre Kerne und ihre Größe recht verschieden, aber beide unverkennbare Amöben sind. Diese Macro- und Microamöben von *Difflugia lobostoma* sind also nicht identisch mit den gleichnamigen Amöben von *Arcella.*

Die Microamöben.

Am einfachsten und klarsten läßt sich ihre Entstehung bei unserer Difflugie dann verfolgen, wenn es sich zurzeit nur um eine oder höchstens zwei Amöben handelt. Das beschalte Muttertier zeigt dabei noch im ganzen seine normale Organisation (Fig. 4, 5). In seiner hinteren oder aboralen Hälfte befindet sich das schalenförmige Chromidium, das den einzigen großen Kern (Primärkern) umgibt; er ist durch die meist breite und homogene peripherische Zone zwischen der starken Membran und der dunklern Innenmasse ausgezeichnet, die ein von Chromatin durchsetztes Gitterwerk enthält, wie es Zülzer von den Kernen der *Difflugia urceolata* beschrieb (vgl. Textfig. B). Die vordere oder orale Körperhälfte ist von Nahrungsresten und den zur Schalenbildung bestimmten Kieselsplittern durchsetzt, während eine dünne und hyaline Plasmarinde des ganzen Körpers sich unter der Schalenöffnung massig anhäuft und zur Bildung der fingerförmigen, zuweilen verzweigten Pseudopodien dient. In der Regel unterbleibt die Pseudopodienbildung während der Entstehung der Microamöben; doch sind mir auch Ausnahmen begegnet (Fig. 5).

Die erste Anlage einer solchen Amöbe zeigt sich als eine ungefähr halbkugelige Vorragung der hyalinen Substanz, die aus der Schalen-

öffnung hervortritt und bereits den künftigen Amöbenkern enthält: ein kleines kugeliges Bläschen mit einem dichten zentralen Caryosom (Fig. 4). In dem klaren Plasma finden sich oft einige wenige Kieselsplitter. Sehr bald wird die knospenförmige Vorragung gestielt, ihre distale Masse eckig oder zackig (Fig. 4—6); der Stiel verdünnt sich rasch (Fig. 1), zerreißt, und die Amöbe ist frei. Bleibt sie noch einige Zeit an der Schale des Muttertieres haften, so zeigt sie eine unregelmäßige, zackige Form (Fig. 9—11); dies wird anders, sobald sie sich auf der Unterlage, namentlich einer glatten Glasfläche bewegt (Fig. 2, 3). Es geschieht dies in linearer Richtung, indem der Vorderteil sich abplattet, verbreitert und sich so als ein lappenförmiges, relativ großes Pseudopodium vorschiebt, das den schmäleren, dicken und dichten Hinterleib nach sich zieht. Der vordere Lappen läßt Ecto- und Entoplasma deutlich unterscheiden und ist ganz klar, während in der nachgezogenen hintern Hälfte sich Körnchen und gelegentlich einige Kieselsplitter ansammeln; der Kern liegt an der Grenze beider Teile. Oft spaltet sich der Lappen der Länge nach in zwei Flügel, so daß eine ziemlich regelmäßige sogenannte Herzform entsteht (Fig. 2).

Der Ursprung der Kerne dieser Microamöben ist derselbe, den bereits Schaudinn (1911) an den „Embryonen" von *Centropyxis*, Elpatiewsky und Swarczewsky an den Amöben von *Arcella* festgestellt haben. Jene Kerne entstehen aus abgelösten Brocken des Chromidium, die sich zu Kügelchen verdichten (Caryosom), um die sich ein heller Hof bildet (Fig. 4, 6, 8); die den letzteren umschließende Membran entsteht bei *Difflugia lobostoma* schon vor dem Eintritt der Kerne in die Microamöbe, während diese Fertigstellung der Kerne bei *Centropyxis* und *Arcella* erst in den freien Amöben erfolgt.

Bei der Entstehung einzelner Microamöben von *Difflugia lobostoma* fand ich das Chromidium des Muttertieres noch unverändert, so daß zur Herstellung der beschriebenen Amöbenkerne oder Sekundärkerne sich nur einzelne Brocken von ihm ablösen. Entweder findet sich nur der für die einzelne Amöbenanlage bestimmte Kern allein vor oder daneben noch 1 bis 2 Kernanlagen (Fig. 4). Wenn gelegentlich zwei Amöben nebeneinander heraustreten, so ist dies nicht wesentlich davon verschieden, daß die einzelnen Microamöben meist nacheinander entstehen; ich habe bis sechs in gewissen Zeitabständen aus einer Difflugie austreten sehen. Über das weitere Schicksal dieser Amöben ist mir nichts bekannt geworden; jedenfalls verwandeln sie sich nicht sofort nach ihrer Ablösung vom Mutter-

tier in heliozoenähnliche Körperchen, wie die kleinen Amöben von *Arcella*, und auch ihre Copulation findet offenbar erst später statt.

Die gleichzeitig multiple Bildung von Microamöben habe ich bei *Difflugia lobostoma* nicht so unmittelbar am lebenden Objekt verfolgen können, wie die Entstehung der einzelnen Amöben, sondern vermochte dies nur durch die Verbindung der einzeln gefundenen Stadien festzustellen. — Schon in den Difflugien, die nach unmittelbarer Beobachtung einige Amöben einzeln gebildet hatten, zeigt sich eine gewisse Rückbildung des zurückgebliebenen Körpers (Fig. 6). Das schalenförmige Chromidium zieht sich in Stränge und Netze aus, die in die Vorderhälfte des Plasma eindringen und sukzessiv in kleine, sich abrundende Brocken zerfallen, die alsdann größtenteils in der angegebenen Weise in Sekundärkerne übergehen. Das übrige Chromidium löst sich im Bereich der Sekundärkerne oder in den eben abgesonderten Microamöben völlig auf, so daß die freien Amöben nur noch ein homogenes, doch lebhaft gefärbtes Plasma zeigen. Die kompakteren Reste des Chromidium, die den im Grunde der Schale zurückbleibenden Primärkern umlagern, bleiben in der Regel länger bestehen, ehe sie mit dem sie tragenden Plasma verschwinden.

Die gleichzeitig beginnende Rückbildung des Primärkerns offenbart sich darin, daß das beschriebene netzförmige Gerüst der Zentralmasse sich auflöst und nur einzelne Chromatinkügelchen in der unklaren Grundmasse zurückbleiben, die ihrerseits bis zur Kernmembran vorquillt und dadurch die charakteristische homogene Außenzone des normalen Kerns unterdrückt. Seine spätere Auflösung vollzieht sich in verschiedener Weise; entweder schrumpft er unter Zusammenballung seiner Innenmasse (Fig. 9, 11) oder er verwandelt sich in selteneren Fällen durch das Austreten jener Masse in ein leeres Bläschen.

Beides, der sich auflösende Primärkern und das ihn unmittelbar umgebende atrophische Plasma mit den letzten Resten des Chromidium bilden den Restkörper, von dem sich der übrige und größere, in der Regel bereits ganz klare und von den Sekundärkernen durchsetzte Teil des Difflugienkörpers mehr und mehr absondert (Fig. 9). Die Bildung der Microamöben um diese Sekundärkerne findet nun in verschiedener Weise statt. Zunächst kann sich das Bild wiederholen, das sich bei der Entstehung der einzelnen Amöben darbietet, jedoch mit einer Beschleunigung des Vorgangs. Teils drängen sich zwei oder mehr knospenähnliche Amöbenanlagen gleichzeitig oder dicht nacheinander durch die Schalenöffnung der Difflugie vor (Fig. 5, 6), um sich gleich darauf von ihr abzuschnüren

und frei zu werden; teils erfolgt eine solche Abschnürung schon innerhalb der Schale, bis endlich der letzte Sekundärkern und das letzte ihn umschließende lebensfähige Plasma vom Restkörper getrennt sind. Dieser kann während der Auswanderung der Amöbe aus der Schale noch sichtbar sein (Fig. 11), oder er ist bereits aufgelöst und verschwunden, bevor die letzten Amöben die Schale verlassen haben (Fig. 10). Niemals fand ich jedoch einen bestimmten Anhaltspunkt, daß das gesamte Plasma des Muttertiers zur Herstellung der Amöben verbraucht würde, abgesehen davon, daß der Primärkern nur durch Auflösung verschwinden kann.

Unter den sich ablösenden und austretenden Microamöben finden sich häufig einige mit zwei oder mehr Kernen, die erst später in einkernige Stücke zerfallen; und dies bildet den Übergang zu solchen vielkernigen Amöben, die ich gelegentlich frei außerhalb der Gehäuse antraf. Im Leben zeigen sie sich als kugelige Körper von verschiedener Größe, bisweilen den ganzen Difflugien nahekommend (Fig. 7); auch sandten sie an verschiedenen Seiten längere Pseudopodien aus. Nach der Konservierung erwies sich ihr Plasma, offenbar infolge der Auflösung von Chromidiumresten stark färbbar, und darin zeigte sich eine größere Anzahl der beschriebenen Sekundärkerne mit Caryosom und heller Außenzone, deren Membran aber noch nicht deutlich war, wie es Swarczewsky auch für die ähnlichen Stücke von *Arcella* angibt (Fig. 8). Die kleineren Exemplare jener Amöben von *Difflugia lobostoma* waren frei von andern Einschlüssen, in den größeren fanden sich aber noch einige Chromidiumballen und die charakteristischen stabförmigen Kieselsplitter. Nach diesen Merkmalen konnte es sich also nur um Abkömmlinge von *Difflugia lobostoma* handeln, um so mehr als es in dem Zuchtbehälter andere hier in Betracht kommende Tiere nicht gab.

Es ist also sicher, das bei der multiplen Microamöben-Bildung nicht selten das ganze von den zahlreichen Sekundärkernen durchsetzte Plasma oder doch große Abschnitte davon sich von den zerfallenden Resten des Muttertiers ablösen und die Schale verlassen, um sich erst außerhalb der letzteren in so viele Microamöben zu teilen, als Sekundärkerne in ihnen enthalten sind.

Faßt man zusammen, was über die Microamöbenbildung von *Difflugia lobostoma* gesagt wurde, so lassen sich die einzelne und die multiple Amöbenbildung grundsätzlich nicht trennen. Die erstere ist gewissermaßen nur die Einleitung zur multiplen Bildung und diese nur die Beschleunigung der einzeln aufeinander folgenden Akte. Und wenn der Einzelakt zweifellos das Bild einer Knospung vor-

führt, so zeigt doch der Abschluß des ganzen Prozesses, daß es sich dabei weder um eine Teilung, noch um eine wirkliche Knospung des Muttertiers handelt.

Nach einer von mir schon früher angegebenen Definition ist die Teilung eine Vermehrungsart, wobei die bereits vorhandenen, aber noch einheitlich zusammenhängenden Teile eines Ganzen so voneinander getrennt werden, daß die Hälften dem Ganzen und untereinander gleich sind. Bei monoplastiden Körpern handelt es sich dabei wesentlich um Kern und Plasma, so daß jede Plasmahälfte auch die Hälfte des früheren Kerns als ihren neuen Kern enthält.[1]) Solche Individualteilungen kommen bekanntlich auch bei unseren Thalamophoren vor; die damit verbundene neue Schalenbildung des sog. Tochtertiers ist eine zu jenem Begriff der Teilung nicht notwendig gehörende und daher unter Umständen (vgl. *Chlamydophrys*) fehlende Begleiterscheinung, gerade so wie die sich so vielen Teilungen anschließende Regeneration.

Der vollständig abgelaufenen Microamöben-Bildung von *Difflugia lobostoma* und anderen Thalmophoren liegt dagegen ein ganz anderer Zusammenhang der Erscheinung zugrunde als der Individualteilung. Es erfolgt dabei nicht eine Halbierung von Kern und Plasma, sondern eine Sonderung des ganzen Muttertiers in zwei recht verschiedene Massen: eine, deren Plasma durch die Auflösung mancher Chromidiumbrocken regeneriert, sowie mit unabhängig vom Primärkern entstandenen Sekundärkernen durchsetzt wird und zur Herstellung von amöboiden und einer weiteren Entwicklung bedürftigen Fortpflanzungskörpern bestimmt ist; und eine andere Masse, die das übrige Plasma und Chromidium nebst dem ungeteilten Primärkern umfaßt und daher das durch die Ablösung der ersten Masse reduzierte und dem Absterben anheimfallende Muttertier (Restkörper) darstellt. Und da diese Rückbildung schon frühe, nämlich im Anfang der multiplen Amöbenbildung beginnt, so ist sie zweifellos eine Folgeerscheinung der letzteren. Kurz — das Muttertier geht nicht in Teilungsprodukte (Tochtertiere) auf, sondern liefert nur das Substrat zur Entwicklung von neuorganisierten Fortpflanzungskörpern, während der Rest seiner eigenen ursprünglichen Organisation mit dem Primärkern zugrunde geht.

Eher als eine „Teilung“ scheint die Bezeichnung „Knospung“ für die einzelne Amöbenbildung zuzutreffen, wie denn auch Swar-

---

[1]) Die multiple Teilung eines Ganzen ist nur eine zeitliche Zusammenziehung von mehreren aufeinander folgenden Halbierungen.

CZEWSKY die einzeln hervortretende Amöbe geradezu eine Knospe nennt. Dies erscheint aber in einem anderen Licht, sobald man die einzelne Microamöbe nur als den Anfang der folgenden multiplen Amöbenbildung erkannt hat. Knospen sind lokalisierte Wachstumsprodukte eines Muttertiers, das daher nicht in sie aufgeht, sondern ihnen als seinen Abkömmlingen gegenüber dauernd in seinem wesentlichen Bestande erhalten bleibt. Bei der in Rede stehenden Amöbenbildung entstehen die Amöbenkörper nicht durch Wachstum, sondern durch eine Art von Umprägung eines Teiles des ursprünglichen Individuums, während der andere ihnen gegenüberstehende Teil, der zerfallende Restkörper, sie gar nicht erzeugt, also auch nicht als produzierendes knospendes Muttertier aufgefaßt werden kann. Unsere Microamöben, weit entfernt Knospen zu sein, gehören vielmehr in die Kategorie der Sporen, wie man alle ähnlich entstehenden Fortpflanzungskörper entweder schon bezeichnet hat oder mit Recht bezeichnen kann. Dies geht aus den entsprechenden früheren Beobachtungen an verschiedenen Thalamophoren unzweideutig hervor.

Am ausführlichsten hat SCHAUDINN eine solche Fortpflanzung von *Centropyxis aculeata* und *Chlamydophrys stercorea* beschrieben. In beiden Arten besteht der Prozeß im wesentlichen darin, daß, nachdem das Chromidium des Muttertiers sich im ganzen Körper verteilt hat, dieser sich in zwei Teile sondert, einen kleineren Teil, der den Primärkern enthält, also das reduzierte Muttertier darstellt, und einen größeren, zunächst noch kernlosen, nur Chromidium führenden Teil. Das reduzierte Muttertier (Restkörper) löst sich innerhalb oder außerhalb der Schale vollständig auf, wogegen die größere Masse zur Fortpflanzung dient. Bei *Centropyxis* verläßt sie die Schale, wird amöboid und zerfällt darauf in eine große Zahl von Kugeln (Embryonen — SCHAUDINN), aus deren Chromidium je ein bläschenförmiger Kern mit einem großen Caryosom entsteht.

Bei *Chlamydophrys* teilt sich die Fortpflanzungsmasse schon innerhalb der Schale in 8 kernhaltige, zweigeißelige „Sporen". Diese Sporen copulieren sofort mit denen anderer Muttertiere, sind also irgendwie geschlechtlich differenzierte Gameten; darauf encystiert sich jede Copula und entwickelt sich allmählich zum Reifezustande. — Die Embryonen von *Centropgxis* erweisen sich ebenfalls als Gameten, die entweder direkt zu Macrogameten oder nach einer besonderen Vierteilung zu Microgameten werden, jedoch keine Geißeln entwickeln und erst im beschalten, also in einem weiter entwickelten Zustande zur Copulation und Encystierung gelangen.

Ich brauche es nicht weiter auszuführen, daß die Embryonen von *Centropyxis* und die Geißelsporen von *Chlamydophrys* nach ihrer Entstehung sowohl untereinander wie mit den Microgameten von *Difflugia lobostoma* durchaus übereinstimmen, homologe Körper sind. Geißelbildung und Amöbenbau bleiben demgegenüber sekundäre Begleiterscheinungen, und so paßt der Name „Sporen“ für sie alle vollkommen, da er eben eine Genese durch Teilung und Knospung ausschließt.

Auch die von Bütschli und von Blanc beschriebene Fortpflanzung einer *Arcella vulgaris* und einer *Difflugia globulosa* sind zweifellos auf eine Sporenbildung zu beziehen, obgleich die Genese der Sporen nicht näher angegeben ist. — Genauer schildert Jaworowsky (nach dem Bericht von Zülzer) die Sporenbildung der eben genannten Difflugie. Während der Conjugation zweier Tiere (s. u.) atrophiert und verschwindet der Primärkern in jeder von ihnen, an dessen Stelle zahlreiche neue Kerne entstehen, in deren Umkreise sich das Plasma zu je einer Amöbe absondert.

Endlich beobachtete Elpatiewsky bei *Arcella* den Ursprung der Sekundärkerne aus kleinen, vom Chromidium abgelösten Kugeln, um die sich eine Zone und zuletzt eine Membran bildet. Um sie herum sondern sich alsdann die Körper der Micro- und Macroamöben ab, die nach ihrer Ablösung vom Muttertier heliozoenähnlich werden und paarweise copulieren. Aus Elpatiewskys Beschreibung ist aber ein anderer Unterschied dieser zweierlei Amöben als die geringe Größendifferenz nicht zu ersehen. Der die Primärkerne enthaltende Restkörper löse sich auf oder rekonstruiere sich wieder zum normalen Zustande. — Swarczewsky fügte diesen Beobachtungen nur hinzu, daß die einzelnen Amöben als „Knospen“ aus dem Muttertier hervorgehen, — eine Bezeichnung, die ich bereits als eine unzutreffende abgelehnt habe.

Sie hätte allerdings eine gewisse Berechtigung, wenn sich die Angabe Elpatiewsky's bestätigte, daß der Restkörper bisweilen zum normalen Zustande zurückkehrte. Ich habe dies jedoch bei *Difflugia lobostoma* niemals feststellen können und halte es auch für sehr unwahrscheinlich, insbesondere weil es sich leicht auf ein Mißverständnis zurückführen läßt, sobald man sich meine Beobachtungen über die einzelne und die multiple Microamöben-Bildung vergegenwärtigt. Während der Entstehung der allerersten einzelnen Amöben ist die kommende Degeneration des noch gar nicht abgesonderten Restkörpers durchaus nicht zu erkennen; in der auf die Ablösung einer solchen Amöbe folgenden Pause kann also wohl der Eindruck

entstehen, daß der Fortpflanzungsprozeß damit sein Ende erreicht hat und das produzierende Muttertier dann weiterlebt. Da jedoch nach meinen Beobachtungen die Ablösung einer einzelnen Amöbe nur die Einleitung einer multiplen Amöbenbildung darstellt, so wäre jener Eindruck ein täuschender; die Desorganisation des Restkörpers bleibt nicht aus, auch wenn sie anfangs nicht auffällt.

So zeigt sich in der Genese aller hier als Sporen zusammengefaßten Fortpflanzungskörper die wesentliche Übereinstimmung, daß sie im einzelnen weder durch Teilung noch durch Knospung entstehen, sondern sich als wirkliche Neubildungen aus einem besonders umgewandelten Teil der mütterlichen Substanz entwickeln, während die ursprüngliche Organisation des Muttertiers aufgelöst wird und in ihren wichtigsten Teilen (Chromidium, Kern) zugrunde geht.

Natürlich bleibt daneben die Tatsache bestehen, daß die Vielheit der aus einer Difflugie hervorgehenden Microamöben auf einen Teilungsprozeß zurückzuführen ist. Da jedoch diese Teilung bei *Centropyxis* und *Chlamydophrys* ständig, bei *Difflugia* wenigstens nicht selten erst nach der Ablösung der für die Sporenbildung bestimmten Masse von dem Restkörper erfolgt, und wie wir gleich sehen werden, ebenso oft ganz unterbleibt, ist sie natürlich nur eine Begleiterscheinung der Sporenbildung, wodurch das Wesen der letzteren nicht berührt wird.

Dasselbe gilt von der Copulation der Microamöben von *Difflugia lobostoma,* die ich freilich nicht beobachtete, aber nach den Befunden bei anderen Thalamophoren für sehr wahrscheinlich halte. Angesichts der Existenz agametischer Sporen (s. u.) kann sie ebenfalls nur als eine unbeständige Begleiterscheinung der Sporenbildung bezeichnet werden.

Die Macroamöben.

Sie stimmen genetisch in allen wesentlichen Punkten der Sporenbildung — Auflösung des Chromidium, Entwicklung von Sekundärkernen, Absonderung eines Restkörpers — mit den Microamöben überein. In Einzelheiten unterscheiden sie sich aber von ihnen recht merklich.

Das erste äußere Anzeichen der Entstehung einer Macroamöbe ist das Hervortreten einer kompakten und nicht klar durchsichtigen amöboiden Masse aus der Schalenöffnung, die mit dem übrigen Difflugienkörper noch breit zusammenhängt (Fig. 15). Auf Durch-

schnitten solcher Difflugien sah ich stets eine beginnende oder weiter vorgeschrittene Rückbildung des Primärkerns und Auflösung der Chromidiumschale, außerdem in der Regel einen neuen Kern. Die Rückbildung des Primärkerns erfolgt so wie bei der Microamöbenbildung (Fig. 12—15): die homogene Außenschicht schwindet, das mit Chromatin durchsetzte Netzwerk zieht sich klumpig zusammen und einzelne Chromatinbrocken treten aus, bis endlich das Kernbläschen mehr oder weniger leer ist und zusammenschrumpft. Die Schrumpfung und Auflösung kann aber auch an dem noch nicht leeren Kern eintreten.

Die Rückbildung des Chromidium vollzieht sich ebenfalls in verschiedener Weise. Entweder zerfällt es gleich anfangs, nachdem es sich in ein grobes Netzwerk verwandelt hat, in eine großere Anzahl von kleineren und größeren, stark färbbaren Kugeln, die sich im ganzen Körper, auch in der vorgequollenen amöboiden Masse zerstreuen, so daß der Primärkern frei liegt (Fig. 15); oder es trennen sich vom Chromidium nur so viele Kugeln ab, daß die Hauptmasse sich um den Primärkern zusammenzieht und mit ihm allmählich atrophiert (Fig. 12—14).

Der an solchen Difflugien stets in der Einzahl vorhandene Sekundärkern entsteht, so viel ich sehe, bald früher, bald später. Denn einmal traf ich eine Difflugie mit vorgequollener Amöbenmasse und in Rückbildung begriffenem Chromidium und Primärkern, aber ohne Spur eines Sekundärkerns, wenn man nicht den einen oder anderen abgelösten Fetzen des Chromidium schon für die Anlage eines solchen Kerns halten will. Und ein anderes Mal zeigte sich in einer Difflugie mit ähnlichen Rückbildungserscheinungen [1], aber ohne eine hervortretende amöboide Masse, eine wie mir scheint, unverkennbare Anlage eines Sekundärkerns, wie solche nur in den Macroamöben vorkommen (Fig. 18). Das Chromidium war dort nämlich in ein grobes Netzwerk mit frei auslaufenden Ästen zerfallen, und am Ende eines solchen Astes saß an einem dünnen Stiel ein kugeliges Stück des Chromidium, nicht so dicht zusammengeballt wie die vorher beschriebenen Kugeln, sondern fein granuliert wie das normale Chromidium und wie die fertigen Sekundärkerne der Macroamöben. Eine Membran war an dieser Kugel nicht sicher zu erkennen. Diese Sekundärkerne sind also ebenso wie diejenigen der Microamöben Abkömmlinge des Chromidium, aber durch ihre an-

[1]) Auffallenderweise befanden sich zwei getrennte und in Auflösung begriffene Primärkerne in diesem Tier (s. unten).



sehnlichere Größe und ihren gleichmäßig granulierten und schwächer färbbaren Inhalt von ihnen deutlich unterschieden.

Der fertige und in der Regel etwas oval gestreckte Sekundärkern der Macroamöbe rückt in der Mitte des Difflugienkörpers gegen die Schalenöffnung vor, um endlich in die vorquellende Amöbenmasse einzutreten. Unterdessen ist die Sonderung der ganzen Amöbe fortgeschritten, doch bald langsamer, bald schneller als das Vorrücken des Sekundärkerns (Fig. 12—20). Die außerhalb der Schale befindliche Masse des Difflugienkörpers beginnt frühzeitig viele kurze und spitze oder wenige fingerförmige Pseudopodien auszusenden; gleichzeitig vergrößert sie sich dauernd durch das nachfließende Plasma, das nur selten die dichten Chromidiumkugeln vermissen läßt, daneben auch einige Kieselsplitter enthält. Beides, Kugeln und Kieselsplitter, sind häufig in Vacuolen eingeschlossen. Ich nehme an, daß die Kieselsplitter dadurch am einfachsten aus der freigewordenen Amöbe ausgestoßen werden können, während die Chromidiumkugeln in den Vacuolen gelöst werden dürften, da sie tatsächlich allmählich verschwinden.

Endlich erfolgt die Ablösung der Macroamöbe von dem im Grunde der Schale befindlichen, den Primärkern und einiges Chromidium enthaltenden Restkörper. Dies geschieht bald durch eine Abschnürung, bald durch eine Abspaltung jenes Restes, der dabei eine flach schalenförmige Gestalt behält. In dem letzteren und häufigeren Fall zeigt sich dieser Rest so reduziert und kümmerlich, daß die Herstellung einer zweiten Macroamöbe aus ihm ausgeschlossen erscheint; noch sicherer ist dies dann, wenn er bereits zusammengeschrumpft ist (Fig. 12—14). Die erste Macroamöbe, die den bei weitem größten Teil des ursprünglichen Difflugienkörpers für sich in Anspruch nimmt, bleibt also regelmäßig der einzige derartige Abkömmling des Muttertiers, dessen Restkörper übrigens vollkommen verschwinden kann, bevor die Amöbe die Difflugienschale ganz verläßt (Fig. 16). Denn ich habe niemals gesehen, daß der ganze Restkörper oder der Primärkern allein vor dem Austritt der Amöbe aus der Schale ausgestoßen wird; allenfalls verläßt ein Teil des zerfallenen Plasma neben der Amöbe die Schale.

In den seltenen Fällen, wo nach der Abschnürung der Macroamöbe ein etwas größerer und nicht ganz atrophischer Rest des Difflugienkörpers in der Schale zurückbleibt (Fig. 19), ist es ja wohl denkbar, daß er in der Folge eine weitere Macroamöbe erzeugt. Abgesehen von dieser bloßen Möglichkeit habe ich übrigens zweimal eine multiple Macroamöbenbildung unmittelbar festgestellt. Erstens

sah ich vier Macroamöben gleichzeitig aus einer Schale austreten, die also wohl auch gleichzeitig entstanden waren; und in einem zweiten Fall fanden sich drei durch breite Brücken miteinander verbundene, mit deutlichen Sekundärkernen versehene Macroamöben, von denen eine sich noch in der Schale befand, die zwei anderen aber bereits außen lagen (Fig. 16). Dieser Drilling konnte also erst recht nur durch die gleichzeitige Entstehung von drei Sekundärkernen und eine entsprechende gleichzeitige Sonderung der drei Amöbenleiber zustande gekommen sein. Es ist daher wohl möglich, daß die Bildung von mehreren oder auch nur einer einzigen Macroamöbe gelegentlich erst beginnt, nachdem der ganze Difflugienkörper die Schale verlassen hat; doch habe ich niemals auch nur eine Andeutung davon gesehen. Im übrigen wäre ein solcher Vorgang ebenso wie die multiple Macroamöbenbildung bei *Difflugia lobostoma* nur eine Ausnahme; in der Regel entwickelt sich aus jeder Difflugie nur e i n e solche Amöbe, und zwar innerhalb der Schale und unter Ausscheidung eines Restkörpers.

Als eine weitere seltene Ausnahme sei noch angeführt, daß an derselben Difflugie neben einer Macroamöbe noch eine Microamöbe entsteht (Fig. 15). Dies beweist vollends, daß die Bildung der zweierlei Amöben keineswegs auf zwei verschiedene Zustände des sie erzeugenden Muttertiers zurückgeführt werden kann, sondern von mehr oder weniger zufälligen Umständen abhängt.

Die Größe der freigewordenen Macroamöben wechselt in nicht geringen Maß, teils wegen der verschiedenen Zahl, in der sie aus einem Muttertier hervorgehen, besonders aber infolge der außerordentlich verschiedenen Größe der sich fortpflanzenden Difflugien.

Die Pseudopodienbildung beginnt wie gesagt schon an der ersten Anlage der Macroamöbe; und sobald diese die Schale ganz verlassen hat, bewegt sie sich genau so wie eine *Amoeba proteus*. Degegen ist ihr Kern von dem normalen bläschenförmigen und mit dem großen, eigentümlich geformten Chromosom versehenen Kern einer *Amoeba proteus* merklich verschieden. Auch das Plasma der Macroamöbe enthält meist als Merkmal ihres Ursprungs mehr oder weniger zahlreiche Chromatinkugeln und Kieselsplitter; doch sah ich bisweilen Macroamöben, die gleich bei ihrem Austritt aus der Schale oder bald darauf jene Einschlüsse schon verloren hatten (Fig. 21). Dies weist schon darauf hin, daß die Macroamöben, wenn sie sich früher oder später in normale Difflugien verwandeln, ein ganzes Chromidium und alles Schalenmaterial völlig neu bilden müssen.

Allerdings fehlen mir unmittelbar fortlaufende Beobachtungen über die weiteren Schicksale der jungen Macroamöben, da es mir nicht gelang, sie über einige Tage hinaus isoliert am Leben zu erhalten. Dagegen fand ich unter den frisch aus dem Zuchtbehälter herausgeholten Macroamöben abgeänderte Formen, die unschwer in eine Entwicklungsreihe zusammengestellt werden können, deren Endglieder sich einerseits an die eben entstandenen Macroamöben und andererseits an fertige Difflugien anschließen. Deshalb ist auch gar nicht daran zu denken, daß diese Zwischenformen ganze Difflugien seien, die ihre Schale verlassen hätten, um sich eine neue zu bauen.

Unter solchen Umständen wäre mir auch eine Copulation unserer Amöben, falls sie regelmäßig einträte, kaum entgangen; ich halte sie daher für Agameten, wie die ihnen homologen Pseudopodiosporen von *Arcella* (s. unten).

Alle jene der Metamorphose entgegengehenden amöboiden Geschöpfe unterscheiden sich von den eben hergestellten Macroamöben zunächst äußerlich durch ihre Körperform und ihre Pseudopodien. Die ursprünglich dem Kriechen angepaßte, also abgeplattete Körpermasse zieht sich unter oft lebhaften Kontraktionen zu einer kugeligen oder birnförmigen Gestalt zusammen, und die früher lappigen Pseudopodien werden, wohl infolge der Einschränkung der lokomotorischen Tätigkeit, durch sehr schwache Ausläufer ersetzt, teils über die ganze Oberfläche verteilte kurze und dünne Zacken, teils einige fadenförmige Fortsätze (Fig. 22—25). Manchmal ist das verdünnte Ende des birnförmigen Körpers in einen hyalinen dicken Zapfen ausgezogen, der vermutlich bei der bevorstehenden Schalenbildung deren Unterbrechung an derselben Stelle, d. h. die Entstehung der Schalenöffnung veranlaßt (Fig. 24).

Unterdessen hat auch eine Wandlung des Amöbenkerns begonnen. Nur vereinzelt zeigen die jüngeren Amöben der Übergangsperiode noch die frühere ovale Gestalt des Kerns mit dem feingranulierten Inhalt; in der Regel ist er dann schon größer, mehr kugelig und von deutlichen, voneinander abstehenden Chromatinbrocken durchsetzt, jedoch noch ohne die für die fertige Difflugie charakteristische Außenzone (Fig. 23, 24).[1] Diese tritt erst etwas später auf, nachdem der Kern seine zentrale Lage verlassen und sich in den Grund des birnförmigen Plasmakörpers begeben hat

[1]) Ausnahmsweise kann diese Kernform schon vor der Ablösung der Macroamöbe erreicht sein (Fig. 14).



(Fig. 26). Dies geschieht aber nach meinen Befunden früher, als das Chromidium sich ring- oder schalenförmig gesammelt hat.

Die ersten Andeutungen eines Chromidium in den in Rede stehenden Amöben sah ich in Gestalt von größeren und kleineren im Plasma zerstreuten Kügelchen, die teils gut färbbar, teils blaß und homogen erscheinen (Fig. 23). Darauf füllen sie sich mit kleinsten Chromatinbrocken, während daneben unregelmäßige Chromatinfetzen und -ballen verschiedener Größe frei auftreten. Ich halte es daher für mindestens wahrscheinlich, wenn nicht sicher, daß das in den Kugeln gebildete Chromatin aus ihnen austritt und sich zu jenen Fetzen und Ballen verbindet, die ohne gleichmäßige Verteilung an die Peripherie rücken. An den größeren Stücken bemerkt man alsdann zahlreiche kleine Lücken, wodurch sie ein netzförmiges Gefüge erhalten; endlich rücken sie zu einem Ring zusammen (Fig. 26), der allmählich dort, wo der Kern der Peripherie am nächsten liegt, zu der bekannten Schalenform des Chromidium zusammenfließt.

Elpatiewsky und Swarczewsky nehmen an, daß das in den Amöben von *Arcella* vollständig neu auftretende Chromidium aus den eben hergestellten Primärkernen stamme, um dann selbständig weiter zu wachsen. Obgleich dafür keine direkten Beobachtungen angeführt werden, ist die Möglichkeit natürlich nicht zu leugnen, daß an der Herstellung des Chromidium auch einiges aus dem Kern austretende Chromatin beteiligt ist. Da jedoch wenigstens bei den Macroamöben von *Difflugia lobostoma* zweifellos die große Masse des Chromidium aus dem Plasma entsteht, so verliert jene Möglichkeit jede grundsätzliche Bedeutung. Dies um so mehr, als Swarczewsky selbst anerkennt, daß das Chromidium die ursprünglichste Form ist, in der die chromatische Substanz schon vor dem Erscheinen von Kernen im Plasma auftritt, nämlich bei den Bakterien.

Nachdem die Anlagen des neuen Chromidium unter der Oberfläche des Amöbenkörpers sichtbar geworden sind, zeigen sich endlich auch zwischen ihnen die ersten noch spärlichen Kieselsplitter (Fig. 24). Ihre Zahl nimmt schnell zu, so daß an einer zusammengekugelten Amöbe, die schon einen typischen Difflugienkern und ein schalenförmiges Chromidium besaß, im Leben jedoch noch kurze Pseudopodien an verschiedenen Seiten ausstrahlte, eine geschlossene und dichte Schicht von Kieselsplittern bis an das äußerste Ectoplasma vorgeschoben war und stellenweise bis an die Oberfläche reichte (Fig. 26). Sobald dies allseitig — bis auf die

künftige Schalenöffnung — vollendet und die Schicht zu einer festen Schale verdichtet ist, ist die Difflugie fertiggestellt.

Es bedarf keiner weiteren Begründung, daß die Macroamöben von *Difflugia lobostoma* ebensogut als Sporen anzusprechen sind wie die Microamöben derselben Species. Daneben sind ihre Unterschiede nicht zu übersehen, vor allem die Verschiedenheit der beiderseitigen Kerne und gewisser biologischer Verhältnisse.[1]) So entstehen die Microamöben stets in größerer Zahl, wenn auch oft nicht gleichzeitig, sondern nacheinander aus demselben Muttertier und sind wahrscheinlich ebenso gametische Sporen wie bei den übrigen Thalamophoren; die Macroamöben von *Difflugia lobostoma* sind dagegen nicht nur erheblich größer und mit einem merklich anders beschaffenen Sekundärkern versehen, sondern entstehen regelmäßig in der Einzahl aus ihrem Muttertier, um dann als Agameten sich zur typischen Artform zu entwickeln. Sie lassen sich daher nur mit den agametischen „Pseudopodiosporen" von *Arcella* (Elpatiewsky, Swarczewsky) vergleichen, obgleich deren Beschreibung in manchen Punkten mit meinen Angaben über die Macroamöben von *Difflugia lobostoma* nicht übereinstimmt.

Von geringerem Gewicht ist es, daß jene Pseudopodiosporen stets in der Mehrzahl und oft knospenförmig an dem im ganzen aus der Schale herausgetretenen Arcellakörper entstehen, und daß ferner ihre Sekundärkerne denen der kleinen Gameten gleichen. Dadurch wird nur die Unterscheidung von den letzteren recht unsicher und die Verwechslung beider Formen ermöglicht. Dagegen sind die Angaben der beiden genannten Beobachter über die erste Anlage der Pseudopodiosporen sehr auffallend. Sie soll nämlich in einem größeren Chromidiumballen bestehen, der sich von der Umgebung absondert und erst darauf in seinem Zentrum den Sekundärkern erzeugt. Ich habe etwas Ähnliches bei *Difflugia lobostoma* niemals gesehen und vermag den Gegensatz der Beobachtungen nicht zu erklären.

Wichtiger als die angegebene deutliche Unterscheidung der Micro- und Macroamöben von *Difflugia lobostoma* sind diejenigen Momente in der Entwicklung der letzteren, die das Wesen der

---

[1]) Die Anwesenheit von größeren Chromidiumstücken in den Macroamöben ist unbeständig und vorübergehend (s. oben).



Sporenbildung noch bestimmter bezeichnen, als es auf Grund der Geschichte der Microamöben möglich war.

Die mit der Sporenbildung einhergehende Degeneration gewisser Teile des Muttertiers läßt sich, wie wir sahen, während der Entstehung der ersten vereinzelten Microamöben nicht gleich, sondern erst im weiteren Verlauf des Prozesses erkennen. Anders bei den Macroamöben, deren erste Anlage mindestens von einer deutlichen Rückbildung des Primärkerns begleitet wird, wenn nicht dann schon ein ganzer Restkörper gesondert erscheint. Darin zeigt sich ganz greifbar, daß die Degeneration eines qualitativen Hauptteils des ursprünglichen Muttertiers und die neue Organisation seines Nachkommen, der Spore, von Anfang an in innigem Zusammenhang stehen.

Weiter verdient der Umstand eine besondere Beachtung, daß aus jedem Muttertier regelmäßig nur eine Macroamöbe entsteht. Während es zum Wesen der Teilung und der davon abzuleitenden Knospung gehört, daß an die Stelle eines Individuums wenigstens zwei neue treten (zwei gleiche Hälften oder Muttertier und Knospe), also diese Fortpflanzungsakte unter allen Umständen eine Vermehrung zur Folge haben, ist bei der Entstehung der bezeichneten Macroamöben eine Vermehrung ausgeschlossen, indem die Neubildung der einzigen Spore gleichzeitig die Existenz des ursprünglichen Muttertiers mit der ihm eigentümlichen Organisation ablöst. Eine Vermehrung kann also zum grundsätzlichen Begriff der Fortpflanzung durch Sporen nicht gehören, umgekehrt wie bei der Teilung und der Knospung.

Dies wird auch durch die Tatsache der ausnahmweise vorkommenden multiplen Bildung der Macroamöben an einem Muttertier keineswegs beeinträchtigt. Der grundlegende Prozeß jeder Sporenbildung, nämlich die geschilderte Umprägung eines Individuums zu neuer Organisation, erzeugt die Bildungsmasse für eine einzige Spore (Einzelspore) so gut wie für viele Sporen (Massensporen) und bezeichnet daher das eigentliche Wesen der Sporenbildung. Die bei der multiplen Sporenbildung erzielte Vervielfältigung des Umbildungsprodukts ist, wie auch aus den Beobachtungen deutlich hervorgeht, auf eine Teilung der dazu bestimmten Bildungsmasse zurückzuführen und folglich eine, bei den Macroamöben von *Difflugia lobostoma* sogar seltene Begleiterscheinung der gewöhnlichen Fortpflanzung durch eine einzige Spore. Eine solche Begleiterscheinung kann also, wie schon erwähnt, zum Wesen der Sporenbildung nicht gehören, selbst wenn sie ständig würde; so

wenig wie angesichts der agametischen Sporen die ständige Copulation der Microamöben zur Sporenbildung überhaupt und grundsätzlich gehört.

Daher wäre auch die etwaige Vorstellung ganz unhaltbar, daß unter allen Umständen erst eine Vervielfältigung eines gerade vorliegenden Individuums dessen Fortpflanzung begründe, also z. B. wohl die multiple Sporenbildung der Thalamophoren, nicht aber die Entstehung einer Einzelspore. In der Tatsache, daß auch eine solche ihr zugrunde gehendes Muttertier ersetzt, ist der Sinn einer Fortpflanzung vollständig enthalten; bei der multiplen Sporenbildung kommt folglich in der Begleiterscheinung der vermehrenden Teilung ein neuer Fortpflanzungsakt zu dem ursprünglichen hinzu.

Diese Auffassung der bei den Thalamophoren beobachteten Sporenbildung kann aber nur dann allgemeine Geltung beanspruchen, wenn sich die letztere mit der Sporenbildung bei den übrigen Protozoen in Übereinstimmung bringen läßt. Nun zeigen sich beim Vergleich aller dieser Vorgänge zunächst recht auffällige Unterschiede im einzelnen, die sich nur ausgleichen lassen, wenn man von den wechselnden äußeren Erscheinungen absieht und sich bloß an den maßgebenden inneren Zusammenhang des Geschehens, also an das eigentliche Wesen der Sporenbildung hält. Dieses wird, wie wir sahen, durch zwei Momente bestimmt, einmal die Auflösung der Organisation des Muttertiers und dann die Neubildung einer sie ersetzenden gleichen Organisation. Für jene Auflösung ist die Ausscheidung eines Restkörpers bezeichnend, für die genannte Neubildung vor allem die Herstellung eines Sporenkerns, obgleich die meist unbeachtete übrige Entwicklung der Spore, wie ich sie an den Macroamöben von *Difflugia lobostoma* beobachtete, naturgemäß ebensogut zur ganzen Neubildung gehört.

Ich beginne mit dem Restkörper. Bei *Difflugia lobostoma* habe ich in der Regel einen Restkörper, bestehend aus einigem Plasma, Teilen des Chromidium und dem Primärkern angetroffen; und wo ein solcher Restkörper fehlte, konnte schon aus der gleichzeitigen Abwesenheit des Primärkerns geschlossen werden, daß jener Körper schon aufgelöst war, was ja nachweislich sehr frühe geschehen kann (Fig. 14, 16). Elpatiewsky gibt aber für *Arcella* an, daß gelegentlich das ganze Plasma des Muttertiers zur Amöbenbildung verbraucht wird, und nur die Primärkerne ausgestoßen werden. Nun will ich gern die Möglichkeit zugeben, daß dies auch bei *Difflugia lobostoma* vorkommen mag; solche Ausnahmen ändern aber nichts an der allgemeinen Auffassung der Sporenbildung.

Erstens bleibt der Schwund des Primärkerns oder der Primärkerne und ihr Ersatz durch einen oder mehr Sekundärkerne bestehen, und zweitens geht nicht das unveränderte Plasma des Muttertiers in die Sporenmasse auf, sondern es verwandelt sich durch die Auflösung des gesamten überschüssigen Chromidium ganz wesentlich, was schon daraus hervorgeht, daß es nach einiger Zeit doch wieder ein neues Chromidium erzeugt und erst dadurch den normalen Zustand eines Difflugienkörpers erreicht. Das Wesentliche dieses ganzen Prozesses bleibt also die Auflösung der früheren Organisation, um durch die Herstellung einer neuen, sozusagen embryonalen Organisation und durch deren weitere Entwicklung zum Reifezustande zurückzukehren. Daß nun zu diesem Zwecke bald das ganze Plasma des Muttertiers, bald, und zwar in der Regel, nur sein größerer Teil verbraucht wird, ändert am ganzen Vorgange grundsätzlich nichts. Die Ausscheidung eines vollständigen Restkörpers dient bloß zu einer deutlicheren Kennzeichnung dessen, was auch ohne diese Erscheinung in derselben Weise geschieht.

Dies wird übrigens durch den Verlauf der Sporenbildung anderer Protozoen vollauf bestätigt. Einmal wird ein Restkörper recht häufig angetroffen (Amöben, Radiolarien, Sporozoen); wo er aber fehlt, tritt das, was er kennzeichnet, in anderer Weise deutlich hervor. So wird er bei der Bildung der Macrogameten von *Coccidium* vermißt, aber bei der Herstellung der Microgameten derselben Tiere ausgeschieden. Wenn nun infolgedessen diese Microgameten gerade so wie die Sporen der Thalamophoren als wirkliche Neubildungen erscheinen, so kann man ihren gametischen Gegenstücken, den Macrogameten, dieselbe Bedeutung füglich nicht absprechen, trotzdem bei ihrer Entwicklung ein Restkörper fehlt und daher die Neubildung der Spore unter Rückbildung der früheren Organisation nicht deutlich hervortritt (s. unten). — Endlich ist im Sporenbildungsprozeß von *Actinosphaerium* die Hauptsache, nämlich die vollkommene Auflösung der Organisation des Muttertiers, auch ohne einen Restkörper unverkennbar.

Weniger einfach ist der Vergleich der eigentlichen Sporenbildung der Thalamophoren mit derjenigen der übrigen Protozoen, wobei, wie schon bemerkt, die Neubildung des einfachen Sporenkerns oder der zahlreichen Sporenkerne im Vordergrunde steht. Bei den Thalamophoren hat der zugrunde gehende Primärkern mit jener aus dem Chromidium erfolgenden Neubildung gar nichts zu tun, wogegen bei den übrigen Protozoen die Sporenkerne, soweit ihr Ursprung sicher nachgewiesen werden konnte, irgendwie aus dem

Primärkern hervorgehen. Bei näherem Hinsehen erweist sich aber dieser Gegensatz als Ausdruck verschiedener phyletischer Entwicklungsstufen desselben Geschehens.

Vor allem sind Chromidium und Kern, wie R. Hertwig (1907) gezeigt hat, durchaus gleichwertige Bildungen, so daß das Chromidium während seiner Existenz ebenfalls vegetativen Funktionen dient und keineswegs nur für die Sporenkerne, also für die Fortpflanzung bestimmt ist, gerade so wie der Kern beide Funktionen nacheinander auszuüben vermag. Das Nebeneinanderbestehen beider chromatischen Substanzen in den Thalamophoren läßt sich aber, wie mir scheint, unschwer verstehen, wenn man berücksichtigt, daß die niedersten Organismen, die kernlosen Bakterien, nur ein Chromidium, die Mehrzahl der Protozoen dagegen normalerweise nur Kerne besitzen. Ich sehe nämlich in diesen drei Zuständen eine stufenmäßige Entwicklung der chromatischen Substanz. Die 1. Stufe wäre bei den Bakterien gegeben — ein Chromidium allein; auf der 2. Stufe, bei den Thalamophoren, ist zu dem Chromidium ein aus ihm hervorgegangener Kern hinzugekommen, worauf bei den übrigen Protozoen (3. Stufe) das Chromidium ganz ausfiel und durch die allein vorhandenen Kerne ersetzt wurde. Unter dieser Voraussetzung erscheint es nicht mehr als ein Gegensatz, daß die Sporenkerne der Protozoen sich teils aus einem Chromidium, in der Regel aber aus dem im übrigen zerfallenden Primärkern entwickeln. Denn dieser Zerfall ist tatsächlich bei jeder Sporenbildung nachzuweisen; nur gibt es auch dabei noch verschiedene Modifikationen und Übergänge.

So treten in den Microgametocyten der Coccidien nach Schaudinn (1900) zahlreiche Chromatinbrocken aus dem Primärkern aus und werden dann an der Peripherie des Plasmaskörpers zu kleinen Kernen, um die sich spermienähnliche Microgameten oder Microsporen bilden, während die Reste des Primärkerns mit dem übrigen Plasma zugrunde gehen (Restkörper). In diesem Fall ist die Ähnlichkeit der noch unorganisierten Chromatinbrocken mit einem Chromidium unverkennbar, und die Sporenkerne treten eben noch gar nicht unmittelbar aus dem Primärkern hervor.

Dies geschieht erst bei den Radiolarien und Gregarinen, deren Sporenkerne sich endogen im Primärkern entwickeln und ihn dabei zerstören. Sehr deutlich tritt dies bei der *Lankesteria ascidiae* hervor, wo der Primärkern des encystierten Tiers geradezu aufbricht und einen kleinen Sporenkern in Gestalt einer Teilungsspindel entläßt (Siedlecki), eine Erscheinung, die sich bekanntlich in den

Eiern vieler Polyplastiden (Echinodermen u. a.) aufs genauste wiederholt. Es bedarf keiner näheren Erläuterung, daß ein solcher Sekundärkern eine wirkliche Neubildung und nicht etwa ein bloßes Teilungsprodukt des Primärkerns ist.

Indem aber bei den Gregarinen zuerst nur ein einziger Sporenkern entsteht, der erst durch die außerhalb des Primärkerns erfolgenden zahlreichen Teilungen eine multiple Sporenbildung einleitet, beginnt dieser Prozeß gewissermaßen mit dem Stadium einer Einzelspore, um dann erst zum Stadium der Massensporen überzugehen, gleich den Microamöben von *Difflugia* oder den Microgameten von *Coccidium*. In dieser multiplen Sporenbildung der Gregarinen treffen also zweifellos zwei verschiedene Fortpflanzungsakte zusammen: die zur eigentlichen Neubildung gehörende Entwicklung des ersten Sporenkerns und dessen Vermehrung durch Teilung. Dies wird noch dadurch besonders gut illustriert, daß die Gregarinengattung *Ophryocystis* überhaupt nur Einzelsporen erzeugt, die sich vor der Copulation nicht vermehren.

Noch einen Schritt weiter gehen die Radiolarien, deren Sporenkerne nicht nur innerhalb der Primärkerne, sondern auch sofort in größerer Zahl entstehen (Hertwig 1878 u. a.).

Was aber bei *Ophryocystis* als eine Ausnahme unter den Gregarinen erscheint, treffen wir in den Macrogameten der Coccidien ständig an, da sie nur als Einzelsporen gedeutet werden können. Ihre ganze Metamorphose, durch die sie bis zum letzten „Reifungszustande" gelangen, entspricht vollständig einer Sporenbildung ohne Restkörper (s. oben). Die von Schaudinn beschriebene Anhäufung von Reservestoffen in dem sich entwickelnden Macrogameten bezeugt die Verwandlung seines Plasma in eine Substanz von embryonal indifferenter Beschaffenheit; und die sogenannte „Reduktion" des Primärkerns zum Sporenkern [1]) verläuft im Grunde ebenso wie bei den Gregarinen, nur in anderer Reihenfolge, indem der neue Kern nicht aus dem Primärkern heraustritt, sondern an seiner Stelle bleibt, während die Zerfallprodukte des letzteren sich nach allen Seiten durch das Plasma zerstreuen.

So läßt sich die Sporenbildung bei ganz verschiedenen Protozoen,

---

[1]) Unter „Reduktion" verstand man ursprünglich die durch Teilungen des Sekundärkerns und die Beseitigung der dadurch entstandenen Reduktionskörperchen herbeigeführte Verringerung dieses Kerns. Die unter Ausscheidung gewisser Teile des Primärkerns sich vollziehende Neubildung eines Sekundärkerns sollte daher zur Vermeidung von Mißverständnissen nicht ebenfalls „Reduktion" genannt werden.



trotz der Unterschiede der äußeren Erscheinung, als ein wesentlich übereinstimmender Fortpflanzungsprozeß nachweisen. Und um auf einen letzten weitausgreifenden Vergleich hinzuweisen, erinnere ich daran, daß gegenwärtig in weiten Kreisen wenigstens für die Macrogameten der Cocciien anerkannt wird, was ich zuerst schon vor Jahrzehnten (1875) ohne Zustimmung von anderer Seite aussprach — die allgemeine Homologie zwischen den Sporen der Protozoen und den Eiern der Polyplastiden.

II. Die verschiedenen Vereinigungen der *Difflugia lobostoma.*

Wenn schon die Sporenbildung der Thalamophoren des Süßwassers in den Agameten und den copulierenden Gameten einen bemerkenswerten Wechsel zeigt, so finden wir unter den Vereinigungen dieser Tiere eine noch viel weiter gehende Variabilität und beinahe grundsätzliche Divergenz, so daß es nicht leicht ist, ihre verschiedenen Erscheinungen durch bestimmte Merkmale auseinander zu halten.

Nach Schaudinn's (1911) leider nicht ganz vollständigen Beschreibungen unterschied er nur die, eine Art von Geschlechtsakt darstellende Copulation von Sporen und die Plasmogamie, letztere als Vereinigung von zwei oder mehreren Tieren vermittels des an den Schalenöffnungen hervortretenden Plasma, wobei sie aber im übrigen unverändert bleiben. Dagegen könnten die durch eine Teilung (Knospungsteilung Schaudinn) von plasmogamisch verbundenen Tieren entstehenden Tochtertiere, indem sie gleichzeitig nebeneinander aufwachsen, zu zwei- und vielkernigen Individuen verschmelzen, die Schaudinn für Monstra erklärt, und deren etwaige Kernverschmelzungen (Caryogamien) mit einer Befruchtung nichts gemein hätten.

Doch sollen solche mehrkernige Individuen auch in einkernige Amöben zerfallen können, was aber offenbar auf einer Verwechselung von Plasmogamien mit irgendeiner Sporenbildung beruht.

Rhumbler (1898) hält die Plasmogamien der Difflugien für teils dauernde, teils vorübergehende Erscheinungen, wogegen nach Verworn, Zülzer, Elpatiewsky und Swarczewsky die Trennung plasmogamisch verbundener Tiere den normalen Abschluß dieses Vorgangs bildet.

Über die Folgen der vorübergehenden Plasmogamie sind eben-

falls verschiedene Ansichten geäußert worden. Nach Zülzer können die wieder getrennten Tiere die Schale verlassen und zerfallen; Swarczewsky stellt mindestens in Abrede, daß die Plasmogamie der *Arcella* eine Amöbenbildung zur Folge hat. — Nach allem gilt also die Plasmogamie für eine in der Regel vorübergehende Vereinigung der Thalamophoren, wobei weder die Organisation jedes beteiligten Tieres verändert, noch seine Selbständigkeit aufgehoben wird, und die in keiner Beziehung zur Fortpflanzung steht.

Unter „Copulation" wurde zunächst nur die vollständige und dauernde Verschmelzung von Sporen verstanden, die sich als Gameten erwiesen (Schaudinn, Elpatiewsky). Die fertige Copula encystiert sich und entwickelt sich in der Folge zu einem normalen Thalamophor. — Sodann wurden auch Copulationen von vollständig entwickelten Tieren beschrieben. Jickeli sah bei einer Copulation von *Difflugia globulosa* das eine Tier vollständig in das andere aufgehen und fand dann in dem letzteren neben zwei intakten Primärkernen einen in Auflösung begriffenen Kern, was jedenfalls gegen eine gewöhnliche und einfache Copulation spricht. Rhumbler (1896) beobachtete an einer Copula derselben Species wenigstens den Übertritt eines Kerns in die andere Schale. — Nach Zülzer sollen die mehrfachen Primärkerne von zwei *Difflugia urceolata*, nachdem diese in einer Schale verschmolzen sind, getrennt bleiben und degenerieren; die Copula verlasse die Schale, um sich zu encystieren, worauf in ihr Sekundärkerne entständen. — Reukauf endlich bezeichnet als Copulation bei *Euglypha alveolata* denselben Vorgang, den lange vorher Blochmann beschrieben hatte. Zwei in gewöhnlicher Weise miteinander verbundene Tiere verlassen ihre Schalen und verschmelzen zu einem einkernigen, neubeschalten Doppeltier, das sich nach einigen Tagen encystiert. Nach Reukauf soll aber diese Cyste nur eine Schutzvorrichtung sein, aus der alsdann durch den bekannten Teilungsprozeß mehrere Tochtertiere nacheinander hervorgehen.

Erst in neuerer Zeit wurde außer den genannten Vereinigungen noch eine „Conjugation" der Thalamophoren unterschieden, die Jaworowsky zuerst und am vollständigsten beobachtete. Zwei an den Schalenöffnungen miteinander verbundene *Difflugia globulosa* vermischen durch Hin- und Herfließen ihr Plasma, worauf in beiden Tieren eine typische multiple Sporenbildung beginnt und nach ihrer Trennung zu Ende geführt wird. — Zülzer glaubte in drei miteinander verbundenen *Difflugia urceolata* die Anfänge einer solchen Conjugation zu erblicken; Elpatiewsky und Swarczewsky schildern

dasselbe von *Arcella* und bezeichnen die Amöbenbildung geradezu als Folge der Conjugation.

Ich lasse jetzt meine Beobachtungen über die Plasmogamie, Conjugation und Copulation bei *Difflugia lobostoma* folgen.

Die Plasmogamie.

Unter den lebend beobachteten Difflugien meiner Zucht habe ich den typischen Ablauf einer Plasmogamie, nämlich bis zur Trennung der unveränderten Tiere nicht verfolgen können. Es fehlt auch ein bestimmtes äußeres Merkmal einer Plasmogamie. Zülzer gibt zwar an, daß eine Plasmogamie durch eine Pseudopodienbildung gekennzeichnet sei, die bei Copulationen fehle; ich kann dies aber für *Difflugia lobostoma* nicht bestätigen. Denn bei ganz unverkennbaren Copulationen dieser Tiere (s. unten) sah ich häufig eine lebhafte Pseudopodienbildung (Fig. 38), die wiederum bei Plasmogamien fehlen kann (Fig. 30). Diejenigen Präparate von gepaarten Tieren, die keine Veränderung zeigen, können also ebenso gut den ersten Beginn einer Copulation oder einer Conjugation wie den dauernden Zustand einer Plasmogamie bedeuten, wenn nicht zufällige Begleiterscheinungen eine Entscheidung bringen.

So fand ich einmal zwei normal gebildete Difflugien unter einem stumpfen Winkel vereinigt, während auf der gegenüberliegenden Seite ein Fremdkörper sich zwischen sie einkeilte (Fig. 27). Nach der Präparation erwies es sich, daß der Fremdkörper irgendein Infusor war, das zu einem Drittel in die Difflugie *a* eingesenkt und dabei von zwei Längsseiten her so zusammengerollt war, daß es nicht bestimmt werden konnte. Beide Diffiugien hingen, statt wie gewöhnlich in der vollen Breite ihrer Schalenöffnungen, nur durch einen kurzen und dünnen Strang zusammen, der aus der Difflugie *b* mit breiter Basis entsprang und dicht unter dem Infusor in das Plasma von *a* überging. Auf der anderen Seite zog ein ähnlicher Strang von *b* bis an das Infusor.

Zweifellos hatte also *a* das Infusor als Beute eingefangen und teils schon eingesogen; und nach dem übrigen Befund zu urteilen, war dies vermutlich schon vor der Verbindung beider Difflugien geschehen. Indem aber *b* hinzukam und sich teils mit *a* neben dem Infusor, teils unmittelbar mit dem letzteren durch Pseudopodien verband, suchte es offenbar sich an dem Fange zu beteiligen. Im Leben hätte dieser Vorgang wahrscheinlich den Verlauf genommen, daß in dem Maße, als das Infusor von *a* ganz eingesogen wurde, beide Difflugien im ganzen Umfange ihrer Schalenöffnungen zusammen-

flossen. Ich schließe dies aus einem anderen Befund von *Difflugia lobostoma.* Von drei innerlich unveränderten Tieren, die breit und gleichmäßig zusammenhingen, enthielt eines unmittelbar an der Grenze des Zusammenhangs einen großen, in eine Vacuole eingeschlossenen Nahrungsbissen (Fig. 28). Nun habe ich niemals gesehen, daß Difflugien während einer Nahrungsaufnahme zu einer Copulation oder Conjugation schritten, so daß unser Drilling offenbar eine Plasmogamie darstellt. Da sie nun gleich nach der Aufnahme des noch frischen Nahrungsbissen entstand, dürfte sie auf die oben beschriebene Weise veranlaßt sein, indem drei Tiere sich derselben Beute zu bemächtigen suchten.

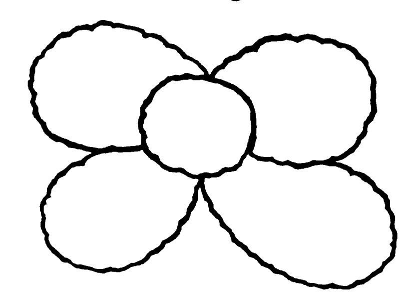
Ich habe diese Beobachtungen nur als Belege dafür erwähnt, daß Plasmogamien ganz zufällig, d. h. aus äußerer Veranlassung entstehen können, weshalb sie sich wohl nach kurzer Zeit ohne weitere Folgen lösen dürften. In der Regel ist aber ein Zufall als Ursache einer Plasmogamie auszuschließen, namentlich wenn es sich um dauernde Plasmogamien handelt, wie sie Schaudinn (1911) beobachtete (s. oben).

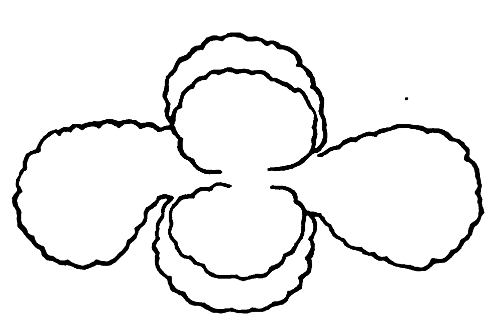
Ich besitze ebenfalls mehrere Präparate von Vereinigungen der *Difflugia lobostoma*, die in Abwesenheit des Merkmals einer Conjugation oder Copulation nur Plasmogamien sein können, dagegen verschiedene Stufen der Rückbildung der ganzen Tiere zeigen, nämlich eine Auflösung des Plasma, des Chromidium und der Primärkerne (Fig. 29), bis endlich nur noch spärliche kernlose Plasmareste übrig bleiben. Dabei kommt es zu einer Verschmelzung der zusammenstoßenden Schalen, die eine Trennung der Tiere ausschließen. Die verschmolzenen Schalen sind oft von verschiedener Größe, wie sie schon Schaudinn (1911) von *Chlamydophrys* beschrieb; auch die Zahl der beteiligten und oft leeren Schalen kann bei *Difflugia lobostoma* bis zu 5 und 6 steigen (Textfig. A). Dies alles beweist, daß die Plasmogamien, sobald sie sich nicht bald trennen, keine lebenskräftigen Zustände darstellen; selbst die Teilungen plasmogamisch verbundener Tiere führen nach Schaudinn zu pathologischen Bildungen.

Aus der Vergleichung der verschiedenen Plasmogamien läßt sich nun eine einigermaßen begründete Vorstellung von ihrem Wesen, ihrer Bedeutung für das Leben der Tiere gewinnen.

Rein zufällige Plasmogamien kommen, wie wir sahen, sicher vor, dürfen aber wohl ohne weiteres als bedeutungslose Erscheinungen bezeichnet werden, so daß sie sich wahrscheinlich stets wieder trennen und die beteiligten Individuen unverändert weiterleben lassen. Die Mehrzahl der Plasmogamien kommt aber ebenso

sicher nicht durch Zufall zustande, sondern hat ihre Ursachen in den Tieren selbst. Da ferner die Fortpflanzung durch Teilung oder Sporen in der Regel ohne Beteiligung einer Plasmoganie verläuft, so kann bei einer gelegentlichen Verbindung beider Vorgänge (s. u.) die Fortpflanzung nicht irgendwie mit der Plasmogamie ursächlich zusammenhängen. Die nicht zufälligen, also von den Tieren selbst veranlaßten Plasmogamien können daher nur in Beziehung zum vegetativen Leben derselben Tiere stehen, wie es schon Zülzer annahm.





Textfig. A. Verschmolzene Schalen von 5- und 6zähligen Plasmogamien von *Difflugia lobostoma*, teils leer, teils mit atrophischen Resten der Weichkörper gefüllt.

Das vegetative Leben gipfelt in der Erhaltung des ganzen Individuums, also in seinem lebenskräftigen Zustande; dann liegt es auf der Hand, was die Plasmogamie dabei leisten kann. Zwei in gleicher Weise vollkommen lebenskräftige, gutgenährte Individuen könnten durch eine plasmogamische Verbindung, die die Ernährung beider eher erschwert als fördert, gar nichts gewinnen, und daher fehlt ihnen ein innerer Beweggrund zu einer solchen Vereinigung. So versteht es sich auch, daß nach Zülzer in nahrungsreichen Kulturen die Plasmogamien selten sind. Dagegen wird ein schlecht genährtes Individuum durch Hunger leicht dazu getrieben, sich an ein anderes anzuschließen, um durch die darauf folgende Mischung der Plasmaleiber eine Portion von lebenskräftigem Plasma statt der fehlenden Nahrung in sich aufzunehmen und dadurch die volle Lebensenergie wiederzuerhalten.

Dieser Zweck wird natürlich nur dann erreicht, wenn das hungernde Individuum sich mit einem gut genährten verband. Sobald aber zwei oder mehrere in gleicher Weise hungernde Individuen sich plasmogamisch verbinden, bleibt der erstrebte Erfolg einer Regeneration des entkräfteten Plasma für sie alle aus,

und die beschriebene Auflösung oder das Absterben solcher, meist in Zusammenhang bleibender Verbände ist als ein richtiger Hungertod zu bezeichnen.

So versteht es sich, daß die Plasmogamie, deren natürliche Aufgabe es bleibt, das gefährdete vegetative Leben zu heben, dieses Ziel häufig verfehlt. Diese entgegengesetzten Folgen der Plasmogamie sind natürlich nicht gleicherweise deren Wirkungen; sondern nur im ersten Fall ist die Plasmogamie die Ursache der Erhaltung des Lebens, im anderen Fall nicht die Ursache der Vernichtung, sondern nur ein unzulängliches Mittel für den verfolgten Zweck.

Die Conjugation.

Dieser durch Jaworowsky's Beobachtung bekannt gewordene Fortpflanzungsvorgang (s. oben) läßt sich durch die in den conjugierten Tieren vollziehenden Veränderungen auch dann feststellen, wenn man nur seine einzelnen Folgezustände untersucht. Denn es handelt sich dabei wesentlich um eine Verbindung von Sporenbildung und Paarung. Solche von mir geschnittenen Paare lieferten folgende Befunde (Fig. 30).

Die Primärkerne beider Tiere hatten ihre homogene Außenzone verloren, wie mir scheint, durch eine Aufquellung der Zentralmasse, in der statt des Netzwerkes mit den eingestreuten Chromatinbrocken nur noch getrennte Kügelchen zu sehen waren. Das Chromidium war nicht einfach zerfallen, sondern bei verringertem Umfang homogen verschmolzen und gelegentlich grob netzförmig, wogegen verschieden große Kugeln von derselben scheinbar homogenen, färbbaren Substanz das ganze Plasma reichlich durchsetzten, so daß ihre Herkunft aus dem Chromidium nicht zweifelhaft sein kann. Die kleinen Kugeln waren teilweise schon von hellen Höfen umgeben, also in der Verwandlung zu Sekundärkernen begriffen; die größeren gehen aber wahrscheinlich der Auflösung entgegen. Denn an diese Zustände schließen beinahe unmittelbar die bereits geschilderten Erscheinungen in denjenigen isolierten Difflugien mit der im vollen Gange befindlichen multiplen Sporenbildung an, in denen nur noch gelegentlich größere Stücke von unverbrauchtem Chromidium anzutreffen sind (Fig. 8).

Diese Beobachtungen bestätigen allerdings die Angaben von Jaworowsky, begründen aber natürlich keineswegs die Annahme, daß die multiple Sporenbildung der Thalamophoren allgemein die Folge einer vorausgegangenen, als Conjugation zu bezeichnenden Paarung sei. Erstens fand ich bei der Ablösung der ersten einzelnen

Microamöben von *Difflugia lobostoma* das Muttertier meist ohne kenntliche Abänderung, mit normalem Chromidium und Kern, so daß es ganz ausgeschlossen ist, daß in diesen Fällen eine Conjugation vorausgegangen war (Fig. 1, 4, 5). Es fehlt aber auch jeder zwingende Grund für eine solche Annahme bei der gleichzeitig multiplen Sporenbildung, sobald sie, wie in der Regel, an nicht gepaarten Difflugien vor sich geht, wie denn auch SCHAUDINN (1911) diese Fortpflanzung bei *Centropyxis* und *Chlamydophrys* von den ersten Stadien an nur in Einzeltieren verfolgt hat. Es kann sich also nur noch fragen, ob in jenen auch von mir beobachteten Fällen einer Verbindung von Paarung und Sporenbildung ein solcher ursächlicher Zusammenhang dieser beiden Vorgänge vorliege, daß dadurch die Aufstellung einer besonderen Kategorie von Paarungen gerechtfertigt wäre.

Schon der Name „Conjugation“ weist darauf hin, daß man dabei an etwas Ähnliches wie die Conjugation der Infusorien dachte; und daran knüpfe sich die Vermutung, daß bei jener Paarung der Thalamophoren ebenfalls ein Austausch des Chromatins stattfände (ZÜLZER). Da die zum Zerfall bestimmten Primärkerne damit nichts zu tun haben konnten, und die Sekundärkerne im Anfang der Conjugation noch nicht vorhanden sind, so konnte mit jenem Austausch nur eine Mischung der beiden Chromidien gemeint sein. Für *Arcella* nahm SWARCZEWSKY an, daß diese „Chromidiogamie“ eine so vollständige sei, daß alle in beiden Tieren neu auftretenden Sekundärkerne Bestandteile beider früheren Chromidien enthalten. Es wäre darin eine Art von Geschlechtsakt zu sehen, der eben durch die Conjugation vermittelt wird und die Sporencopulation ersetzt, da die aus der Paarung hervorgehenden Sporen angeblich — eine bezügliche bestimmte Beobachtung wird nicht erwähnt — agametische Pseudopodiosporen seien.

Soweit diese Voraussetzungen nicht bloß auf Annahmen beruhen, sondern tatsächlich zutreffen, ist in der genannten Chromidiogamie zweifellos ein der Caryogamie conjugierender Infusorien analoger Vorgang anzuerkennen, der unter noch unbekannten Bedingungen die sonstige einfache Bildung von Pseudopodiosporen bei *Arcella* kompliziert. Dies kann aber auf die von mir beobachteten Sporenbildungen in gepaarten Difflugien nicht ohne weiteres übertragen werden. Denn dabei handelt es sich nicht um die unverkennbaren agametischen Macroamöben, sondern um multiple Microamöben, deren Copulation auf Grund früherer Erfahrungen (SCHAUDINN, ELPATIEWSKY) sicher anzunehmen ist, weshalb es höchst unwahrscheinlich wäre, daß der dabei stattfindenden Caryogamie der Sporen ein analoger

„Befruchtungsakt“ in den Muttertieren, eben die Chromidiogamie unmittelbar vorausginge.

Unter diesen Umständen kann dieser mit der multiplen Sporenbildung zeitlich zusammenfallenden Paarung von *Difflugia lobostoma* keine grundsätzliche Bedeutung zugeschrieben werden; sie gehört vielmehr zu den Plasmogamien, die nicht zu einem Zerfall der ganzen beteiligten Individuen führen, sondern deren Existenz fortdauern und daher unter Umständen eine Fortpflanzung durch Sporenbildung folgen lassen.

Die Copulation der Reifeformen.

Im Gegensatz zur Plasmogamie (einschließlich der sogenannten Conjugation) besteht die Copulation nicht in einer vorübergehenden oder dauernden Verbindung von zwei oder mehreren Tieren, die noch als Individuen kenntlich bleiben, sondern in ihrem vollständigen Verschmelzen zu einem Tier in einer Schale. Da jedoch die Copulation in den hier zuerst zu behandelnden regelmäßigen Fällen ebenso wie eine Plasmogamie damit beginnt, daß zwei unveränderte Tiere durch die aneinander gelegten Mündungen ihrer Schalen in Verbindung treten, wird die Copulation erst dann kenntlich, wenn eins von den Tieren sich sichtbar anschickt, seine Schale zu verlassen und in die andere Schale überzufließen.

Dieses Überfließen geht nicht immer in derselben Weise vor sich. Meist verläßt zuerst die orale Hälfte des auswandernden Tieres die Schale, so daß sein Kern mit dem umgebenden Plasma und Chromidium am längsten zurückbleiben (Fig. 33); doch sah ich auch umgekehrt beide Kerne in der gefüllten Schale, während sich noch eine ansehnliche Portion von Plasma und Chromidium in der halbleeren Schale befand. — Während der Copulation können Pseudopodien ebensogut vorkommen wie fehlen (Fig. 33, 38). Ebenso wechselt die Zeit, innerhalb der die Copulation vollendet wird; sie dauert nach meinen Beobachtungen an isolierten Tieren 1—5 Tage.

Wie ich schon berichtete (s. oben), gehen die Angaben über die Folgen der Copulation der Thalamophoren sehr auseinander. Nach Blochmann und Reukauf findet in der Copula von *Euglypha* eine Caryogamie statt, woran sich Encystierung und rege Teilungen des Cysteninhalts anschließen. Nach Zülzer unterbleibt dagegen die Caryogamie in der Copula; statt dessen erfolgt eine typische Sporenbildung, die jedoch erst nach der Encystierung der Copula vollendet wird.

Dieser scheinbare Widerspruch löst sich nach meinen Beobachtungen an *Difflugia lobostoma* einfach dadurch, daß die beiderlei Copulationsverläufe nebeneinander vorkommen. Die Angabe ZÜLZER's über die Copulation ohne Caryogamie — ich nenne sie die unvollkommene Copulation — kann ich insofern bestätigen, als ich gelegentlich eine Copula beobachtete, deren getrennt gebliebene Primärkerne sich in Auflösung befanden, während sich daneben Sekundärkerne bildeten, einmal ein Macroamöbenkern, andere Male zahlreiche Microamöbenkerne (Fig. 18, 34). Von einer Encystierung habe ich freilich nichts gesehen. — Die bei weitem meisten meiner Befunde beziehen sich dagegen auf die mit einer Caryogamie abschließenden, also vollkommenen Copulationen, die aber schon vor diesem Abschluß dadurch kenntlich sind, daß ihnen jedes Anzeichen einer folgenden Sporenbildung fehlt.

Während des normalen Copulationsprozesses verändert sich die Organisation der beiden Difflugien in der Regeln nur so weit, als es die Bewegung und Verschiebung der copulierenden Körpermassen mit sich bringen. Naturgemäß wird davon der in die fremde Schale überfließende Copulant am meisten betroffen; nicht nur sein Plasma nimmt dauernd ab, auch das Chromidium wird verschoben und verschwindet endlich ganz aus der Schale, und durch ein frühzeitiges Hinüberwandern des Kerns wird die Organisation desselben Copulanten vollends aufgehoben. Der aufnehmende oder aufsaugende Copulant behält dagegen die Schalenform des sich vergrößernden Chromidium, und seine Hauptveränderung besteht in der Aufnahme des zweiten Kerns. Dieser Zustand besteht noch in der fertigen Copula, die erst nach einiger Zeit durch die Verschmelzung beider Kerne einkernig wird.



Textfig. B. Vorgeschrittene Caryogamie in einer Copula von *Diffl. lobostoma*.

Die Caryogamie habe ich mehrfach und in verschiedener Weise beobachtet. Bald fand ich die zwei Kerne durch ihre Außenzonen miteinander verbunden (Fig. 35, 37, Textfig. B), oder es zeigte sich, daß ein durch Copulation entstandenes Tier, das anfangs zwei Kerne besessen hatte, nach einiger Zeit nur noch einen einzigen Kern einschloß. In einem solchen Fall beobachtete ich folgendes. Zwei copulierende Paare mit beiderseits noch ausgefüllten Schalen, von denen je eine, wie so häufig, an der Schalenmündung eingedrückt (Fig. 38), also leicht kenntlich war, wurden zusammen isoliert. Nach 2 Tagen war die eingedrückte Schale eines Paars leer und wurde abgeworfen, so

daß die andere Schale notwendigerweise — was aber am lebenden Tier unmittelbar nicht festzustellen war — eine zweikernige Copula enthalten mußte. Diese Copula *a* (Fig. 32) vereinigte sich alsbald mit dem zweiten Paar, worauf auch dessen eingedrückte Schale *c* nach einem Tage leer und zur Seite geschoben wurde, aber an der Schale der dadurch kenntlichen neuen Copula *b* hängen blieb. Nachdem die Gruppe konserviert und geschnitten war, ergab es sich, daß die Copula *a* einkernig war, also eine Caryogamie erfahren hatte, während die jüngere Copula *b* noch zwei Kerne besaß. Das netzförmige Chromidium von *a* umschloß in regelmäßiger Schalenform den einfachen Kern; in *b* war aber das Chromidium durch die noch schräg auseinanderstehenden Kerne etwas unregelmäßig verschoben.

Diese in kurzer Zeit wiederholte Copulation ist jedoch keine seltene Ausnahme, wofür ich noch zwei Beispiele anführen kann. In einer Copula von *Difflugia lobostoma* (Fig. 37), deren Schalen so zusammengestoßen waren, daß die beiden Weichkörper in voller Breite zusammenhingen, enthielt die größere Hälfte (*a*) innerhalb eines zusammenhängenden Chromidiums zwei normale, in Verschmelzung begriffene Kerne, die andere kleinere Hälfte (*b*) neben einem verschobenen Chromidium nur einen etwas kleineren Kern. Nach der eben beschriebenen Entstehung eines dreikernigen Copulationspaars kann auch die zweite Beobachtung eines solchen Paars nur auf eine wiederholte Copulation bezogen werden, freilich mit der Maßgabe, daß nur der zweikernige Teil eine Copula darstellt, der andere unregelmäßig verschobene einkernige und offenbar in der Überwanderung begriffene Teil dagegen von einem einfachen Tier herrührt.

Einen weiteren Befund dieser Art, den Jickeli beschrieb, habe ich schon angeführt (s. oben). Freilich war der eine von den drei Kernen der vollendeten Copula degeneriert, was nicht ganz verständlich ist. Dies beeinträchtigt aber nicht die Tatsache, daß eine solche dreikernige Copula nur aus einer wiederholten Copulation hervorgegangen sein kann.

Diese drei Befunde bezeugen also, daß eine eben vollendete Copula sich gar nicht selten an einer neuen Copulation beteiligt. Über das Verhalten der vermehrten Kerne wissen wir allerdings noch nichts; es ist aber nicht ausgeschlossen, daß alle drei Kerne miteinander ebenso gut verschmelzen wie zwei Kerne. — Endlich ist für alle voranstehend beschriebenen Copulationen noch nachzutragen, daß sehr oft eine gewisse Portion des Plasmas des überfließenden

Tiers in der halbleeren Schale oder an der Öffnung der vollen Schale zurückbleibt nnd sich auflöst (Fig. 35).

Diese Darstellung der ausschließlich intrathalamen Copulation von *Difflugia lobostoma* scheint zunächst auf die extrathalame Copulation von *Euglypha* (Blochmann, Reukauf s. oben) nicht ganz anwendbar zu sein. Denn im letzteren Fall sieht man nichts davon, daß ein aktiver Copulant den anderen in sich aufsaugt, da beide gleichmäßig miteinander verschmelzen, genau so wie die von Schaudinn (1911) beschriebenen Tochtertiere, die nach allem zu urteilen, nur zufällige und bedeutungslose Plasmogamien sind. Dennoch glaube ich aus einem merkwürdigen Präparat von *Difflugia lobostoma* schließen zu dürfen, daß jene extrathalamen Copulationen von *Euglypha* den von mir beschriebenen Copulationen von *Difflugia lobostoma* viel näher stehen als den eben genannten Plasmogamien.

In jenem Präparat (Fig. 31) handelt es sich um eine Dreiergruppe, bestehend aus zwei Schalen gleicher Größe und einer dritten viel größeren Schale, deren kernhaltige Weichkörper an den Schalenöffnungen zusammenhängen. Dieser Befund kann gar nicht anders gedeutet werden als wie bei der Verschmelzung der Tochtertiere eines plasmogamisch verbundenen Paars (Schaudinn). Das größere Individuum (*a*) entstand durch eine solche Verschmelzung nebst Caryogamie, während es noch mit den beiden kleineren Muttertieren (*b*, *c*) zusammenhing. Daneben zeigt sich aber die Besonderheit der vorliegenden Dreiergruppe: das große Tochtertier ist bis auf eine Verschiebung von Kern und Chromidium gegen die Mitte zu normal gebildet, dagegen sind die beiden Muttertiere auf unansehnliche Reste zusammengeschrumpft, in denen übrigens der zusammengefallene Kern und etwas Chromidium noch zu unterscheiden sind.

Eine solche Degeneration der während einer gewöhnlichen Teilung von Thalamophoren in der alten Schale zurückbleibenden Hälfte (Muttertier) ist durchaus abnorm. Dazu kommt, daß dieser degenerierende Rest in jeder der beiden alten Schalen, der doch noch lange nicht völlig aufgelöst ist, für eine Teilungshälfte viel zu klein erscheint, so daß eine ansehnliche Portion ihres Plasma über das normale Maß hinaus in das Tochtertier nachgerückt sein muß. Dieses Nachrücken kann aber wiederum nicht einfach eine Fortsetzung der früheren Teilungsbewegung sein, weil es mit einer Rückbildung des zurückbleibenden Restes Hand in Hand geht, die sich mit einer gleichzeitigen aktiven Tätigkeit nicht wohl verträgt. Ich kann mir daher diese Erscheinungen nur so erklären, daß das große Tochtertier, nachdem es das normale Maß erreicht

hatte, darüber hinaus so erhebliche Teile des Plasma beider Muttertiere in sich einsog, daß es diese zur Atrophie brachte.

Damit war aber nicht nur das Wesen der Teilung der beiden ursprünglichen Individuen aufgehoben, sondern auch die Bedeutung der Verschmelzung beider Tochtertiere geändert. Denn während eine solche Verschmelzung sich sonst als ein mehr oder weniger zufälliges Produkt darstellt, an dessen Kernen sich eine Caryogamie gar nicht einstellt, und das eigentlich nur pathologisch erscheint (Schaudinn), so betätigt das große Tochtertier in der beschriebenen Dreiergruppe von *Difflugia lobostoma* seine volle Energie durch das Aufsagen der Muttertiere.

In dem Maße jedoch, als ein solcher Vorgang sich von den als Plasmogamien bezeichneten Vereinigungen von Tochtertieren entfernt, nähert es sich hingegen der von Blochmann und Reukauf beobachteten Copulation. Denn sobald die angegebene Aufsaugung der Muttertiere von seiten des in Bildung begriffenen verdoppelten Tochtertiers frühzeitig, d. h. vor der Teilung ihrer ursprünglichen Kerne — die bekanntlich der Plasmateilung nicht vorausgeht, sondern folgt (Schewiakoff) — eintritt, so werden sich eben die ganzen Muttertiere in einer Copula vereinigen wie bei *Euglypha*.

Ich will nun nicht darauf bestehen, daß diese Metamorphose sich phyletisch genau so, wie ich es eben beschrieb, wirklich vollzog, sondern möchte nur durch die Vergleichung der drei verschiedenen Verschmelzungsvorgänge ihren wechselnden Kausalzusammenhang darlegen. 1. Die Schaudinn'schen doppelten Tochtertiere von *Centropyxis* und *Chlamydophrys* entstehen mehr oder weniger zufällig und ohne nachweisbare Folgen ihrer Verschmelzung, so daß sie über die Bedeutung der Plasmogamie ihrer Muttertiere nicht hinausgehen. 2. Die Dreiergruppe von *Difflugia lobostoma* lehrt, daß eine solche Plasmogamie von Tochtertieren doch eine neue Energie erwerben kann, indem sie die sogenannten Muttertiere zum Teil aufsaugt. Damit ist der Übergang von einer Plasmogamie zu einer Art Conjugation hergestellt. 3. Bei der inneren Verwandtschaft dieser Übergangsstufe und der Copulation von *Euglypha* darf endlich angenommen werden, daß auch bei der letzteren jene Saugwirkung eine Rolle spielt, die bei der gewöhnlichen Copulation sich so unverkennbar darstellt.

Allerdings ist dieses Wort „Aufsaugung“ einer Difflugie durch eine andere zunächst nur eine Umschreibung des sichtbaren Vorgangs. Man könnte daher ebenso gut annehmen, daß beide Copulanten durch irgendeine nicht näher zu erläuternde Chemotaxis

zur Verschmelzung ihrer an den Schalenöffnungen freiliegenden Plasmateilen zusammengeführt würden, und die Vollendung der Copula ohne Vorbestimmung in einer von beiden Schalen erfolge. Ich habe jedoch gewisse Varianten der Copulation von *Difflugia lobostoma* angetroffen, die eine andere Auffassung begründen und einen näheren Einblick in den ursächlichen Zusammenhang dieses Vorgangs gestatten.

Die typische Copulation besteht in der Tat darin, daß, wie auch die erste Vereinigung zweier Copulanten erfolgen mag, einer von ihnen aktiv eingreift und den anderen passiven Copulanten wirklich in sicht einsaugt, mit der Folge der Caryogamie. Dafür spricht schon der bereits erwähnte Umstand, daß die Schale des aktiven Copulanten sehr häufig im Umkreis des Zusammenhangs beider Tiere eingedrückt ist, so daß sie kappenförmig über der Öffnung der anderen Schale sitzt (Fig. 37, 38). Ich kann darin nur den Ausdruck einer gewissen Gewalt erblicken, womit der aktive Copulant sich des anderen, passiven bemächtigt. Noch auffälliger ist dies bei den meines Wissens noch nicht bekannten heteropolen Copulationen, die ich bei *Difflugia lobostoma* ebenfalls häufig antraf.

Sie kommen so zustande, daß ein Tier ein anderes geradezu überfällt und, statt sich mit ihm an den beiderseitigen Schalenöffnungen zu verbinden, den Zugang zu ihm sich in der Weise eröffnet, daß es dessen Schale an einer beliebigen nächstliegenden Stelle, seitlich oder aboral anbohrt, worauf dessen Aufsaugung sich in der üblichen Weise vollzieht. Anfangs können noch beide Copulanten Pseudopodien ausschicken (Fig. 42); später hört dies auch an der freien Schalenöffnung des passiven Copulanten auf, während in seinem Innern die schon beschriebene Verlagerung von Chromidium und Kern, d. h. ihre Überwanderung in den aktiven Copulanten vor sich geht (Fig. 36). In dem letzteren wird dagegen die normale Anordnung der Teile gar nicht oder wenig gestört.

Diese Deutung der heteropolen Copulationen ist durch deren Verlauf so gesichert, daß schon im ersten Anfang, bevor noch ein Überfließen des passiven Copulanten begonnen hat, der Kausalzusammenhang der Erscheinung nicht verkannt werden kann. Die intakte Schale bezeichnet natürlich den aktiven, angreifenden Copulanten, die angebohrte Schale den passiven Copulanten. Während es ferner bei der gewöhnlichen Copulation zweifelhaft erscheint, ob es nicht vom Zufall abhänge, in welcher Schale sich die Zusammenziehung beider Tiere zur Copula vollziehen werde, entscheidet die

heteropole Copulation darüber von vornherein ganz unzweideutig. Der aktive Copulant besorgt die erste Verbindung durchaus selbständig, und da der passive Copulant ausnahmslos in jenen überfließt, so ist die Vollendung der Copula in der Schale des aktiven Copulanten kein Zufall, sondern der Erfolg seiner von Anfang an einseitig ausgeübten Tätigkeit.

Dies wird vollends bestätigt durch die folgenden etwas komplizierteren Befunde. Ich erwähnte schon die unmittelbare Beobachtung (s. oben, Fig. 32), daß eine auf gewöhnlichem Wege entstandene Copula (*a*) alsbald ein in Copulation befindliches Paar (*bc*) an dessen Zusammenhangsstelle angreift und in dem Maße, als dessen passiver Copulant (*c*) von seinem Partner aufgesogen wird, die sich leerende Schale zur Seite drängt, so daß zuletzt beide Copulationsprodukte *a* und *b* in gerader Linie zusammenhängen (s. oben) Man kann daher vermuten, daß dieselbe agressive Tätigkeit eines aktiven Copulanten, woraus die Copula *a* hervorgeht, in dieser fortwirkte und jene sekundäre Copulation herbeiführte.

In anderer Weise zeigt sich der Zusammenhang zweier Copulationen im folgenden Befunde. In der Dreiergruppe Fig. 40 vollziehen sich zwei Copulationsakte gleichzeitig. *a* und *b* hängen in gewöhnlicher Weise an ihren beiden Schalenöffnungen zusammen; und daraus, daß Chromidium und Kern von *a* bereits bis zur Schalenöffnung verlagert sind, ergibt sich ohne weiteres, daß *b* als aktiver Copulant im Begriff war, *a* einzusaugen. Allerdings ist *b* scheinbar im Widerspruch dazu auffallend kleiner als *a*; dies erklärt sich aber durch die Tätigkeit des dritten Tiers (*c*), das die Schale von *b* seitlich durchbohrt und dessen bereits merklich verkleinerten Inhalt in sich aufzunehmen begonnen hat. Es unterliegt also, wie mir scheint, keinem Zweifel, daß, die Fortdauer beider Copulationsakte vorausgesetzt, *c* nicht nur *b*, sondern auch das mit ihm zusammenhängende *a* aufgesaugt haben würde. Ein aktiver Copulant ist also imstande, ein ganzes Copulationspaar zu überwinden.

Etwas weniger einfach ist das Präparat Fig. 39 zu erklären. Zwei Difflugien *a* und *b* sind an ihren aboralen Polen durch unregelmäßige Schalendefekte hindurch miteinander verbunden, und an derselben Stelle hängt ein drittes Tier (*c*) gleicherweise mit den beiden ersteren zusammen, die bereits eine gewisse Verkleinerung erfahren haben, also in der Aufsaugung durch *c* sich befinden. Es fragt sich nun, wie die Verbindung von *a* und *b* zustande kam. An eine Copulation ist dabei nach allem nicht zu denken, ebenso wenig an einen Teilungsvorgang mit Durchschnürung der Schale, wie ihn

Cienkowsky und Schaudinn an der weichhäutigen *Chlamydophrys* beobachteten; denn die Kieselschale von *Difflugia lobostoma* gestattet keine Durchschnürung, abgesehen davon, daß in meinem Präparat die Schalen der zusammenhängenden Tiere völlig getrennt sind. Es bleibt daher nur die Annahme übrig, daß die beiden Tiere *a* und *b* dicht beieinanderliegend von *c* gleichzeitig angegriffen und angebohrt, und darauf die beiden Schalenlücken zusammengeschoben wurden. Wie dem auch sei, so liegt auch in diesem Fall die Überwindung zweier Difflugien durch eine dritte tatsächlich vor.

Endlich erwähne ich noch zwei Gruppen von je drei in Copulation befindlichen *Difflugia lobostoma*, die jedoch in einer geraden Linie zusammenhingen. Eine dieser Gruppen war leider beschädigt und daher zu einer einwandfreien Untersuchung nicht zu gebrauchen; doch bewies der sichtbare Übergang eines Kerns aus einem Tier in das andere und die deutliche Verkleinerung des dritten Tiers, daß es sich dabei um eine wirkliche Copulation handelte. — Die zweite intakte Gruppe (Fig. 41) zeigt zunächst zwei an ihren Schalenöffnungen verbundene Tiere *a* und *b*; außerdem hängt *b* an seinem aboralen Pol mit einer seitlichen Stelle von *c* zusammen. *c* war bereits verkleinert und ein Teil seines Plasma und Chromidium gegen *b* verschoben, so daß es offenbar in der Überwanderung nach *b* begriffen war. Dementsprechend reichte dasselbe Plasma noch bis in den Grund von *b*, d. h. bis hinter dessen Chromidium und Kern. Endlich war der Kern von *a* aus seinem schalenförmigen Chromidium herausgehoben und gegen *b* vorgerückt. Die ganze Gruppe ist also nur so zu verstehen, daß das mittlere und größte Tier *b* im Begriff war, die beiden anderen, ihm an entgegengesetzten Stellen angeschlossenen Tiere *a* und *c* gleichzeitig in sich einzusaugen.

Dies verlangt allerdings noch eine Erläuterung. Daß *c* von *b* angebohrt wurde, wäre angesichts der übrigen heteropolen Copulationen leicht zu verstehen, wenn *b* mit seiner Schalenöffnung und nicht umgekehrt mit seinem aboralen Pol an *c* hinge. Wie hat man sich also den Durchbruch der Schale von *b* an ihrem aboralen Pol und die darauffolgende Bewältigung von *c* durch eine neue Durchbohrung zu denken?

Vor allem scheint es mir selbstverständlich, daß, wenn das zur normalen Schalenöffnung hervortretende Plasma eine fremde Schale anzubohren vermag, wie ich es in zahlreichen Fällen sah (s. oben), auch das übrige peripherische Plasma die eigene Schale an einer beliebigen Stelle zu durchbohren imstande sein muß. Ist aber erst

eine solche neue Schalenöffnung entstanden, so können dort auch Pseudopodien austreten und zur Lokomotion oder einer sonstigen Tätigkeit dienen.

Zur Illustration und Bestätigung dessen verweise ich auf das an den beiden Schalenöffnungen vereinigte Copulationspaar Fig. 43. *b* ist offenbar das agressive Tier, da Chromidium und Kern von *a* bereits an die Verbindungsbrücke verschoben sind; *b* besitzt ferner in der aboralen Gegend zwei Schalenöffnungen (*d*), aus denen Pseudopodien austreten. Durch die kleinere Öffnung ragt ein einzelnes Pseudopodium vor, durch die größere Öffnung tritt aber ein breites Bündel von verzweigten Pseudopodien hervor, die eine ganz kleine und leere Difflugienschale (*c*) fest umgreifen und dabei teilweise abgeplattet sind.

Es liegt ja nahe, diesen Befund so zu erklären, daß die beiden aboralen Schalenöffnungen von *b* durch zufällige Verletzungen entstanden, und daß das große Pseudopodienbündel die kleine leere Schale zum Verschluß des Defekts heranzog.[1]) Aber auch unter dieser Voraussetzung lehrt das vorliegende Präparat jedenfalls, daß eine irgendwie entstandene aborale Öffnung der Schale dazu benutzt wird, ein starkes Pseudopodienbündel austreten zu lassen, das ebensogut zur Lokomotion, also auch zur Annäherung an andere Difflugien, wie zum Ergreifen und Festhalten derselben dienen kann. Andererseits kann ein solches Ergreifen einer leeren Schale sehr wohl ein anderes Ziel haben als das genannte. So habe ich mehr als einmal intakte Difflugien angetroffen, die eine leere Schale ungefähr von der Größe der eigenen Schale in der angegebenen Weise umklammert hatten, obgleich ein zu heilender Defekt der letzteren gar nicht vorlag (Fig. 44). Wenn man weiter findet, daß in einem solchen Fall die angreifende Difflugie die nur etwas Detritus enthaltende Schale nicht bloß festhält, sondern sie auch angebohrt und durch die Bohröffnung einige spürende Pseudopodien in den Schalenraum vorgeschickt hat (Fig. 45), so scheint es mir evident, daß es dabei eigentlich auf eine lebende Beute abgesehen war.

So bestätigen und erläutern diese beiden Präparate die oben gegebene Deutung jener drei in einer Linie verbundenen Difflugien (Fig. 41). Nachdem die normale Copulation von *a* und *b* begonnen hatte, wobei sich *b* als der aktive Copulant erwies, gewann er durch die spontan hergestellte aborale Öffnung die Möglichkeit, noch eine

---

[1]) Die Anheftung solcher kleiner Schalen an größere ist bekanntlich keine seltene Erscheinung (vgl. Rhumbler 1898).

Difflugie zu erreichen, einzufangen und ihre Schale an der ersten besten Stelle anzubohren, um ihren Inhalt ebenfalls einzusaugen. Die etwaige Einwendung, daß eine einzige Schale nicht drei Weichkörper aufnehmen könne, erledigt sich dadurch, daß eine aus zwei Weichkörpern entstehende Copula eine Schale tatsächlich noch nicht ganz ausfüllt (Fig. 32), und daß ferner von einem eingesogenen Weichkörper häufig ein absterbender Plasmarest in der alten verlassenen Schale zurückbleibt (Fig. 35).

Alle angeführten Beispiele von heteropolen Copulationen offenbaren mit größerer Deutlichkeit und Bestimmtheit als die gewöhnliche Copulation den ursächlichen Zusammenhang solcher Verschmelzungen. Ihr Grund ist ein ganz anschaulich wirkender Trieb, der einzelne Difflugien veranlaßt, andere Artgenossen, deren sie habhaft werden, in sich einzusaugen, so daß durch eine vollkommene Verschmelzung der Chromidien und der Primärkerne ein einheitliches Individuum zustande kommt. Daß dabei jede geheimnisvolle Fernwirkung in der Art einer Chemotaxis fehlt, und ausschließlich die triebmäßige Initiative des aktiven Copulanten tätig ist, ergibt sich schon aus seinen gelegentlichen Angriffen auf leere Schalen, wobei ein zweiter Copulant gar nicht in Frage kommt, sondern nur der den ersteren leitende Trieb. Eben wegen dieses Motivs ist aber auch eine gelungene Copulation keine Sache des Zufalls, wie so manche Plasmogamien, sondern lediglich der Erfolg der bestimmt gerichteten Tätigkeit eines einzelnen Individuums.

Dieser Trieb des aktiven Copulanten ist jedoch nur ganz im allgemeinen mit dem Nahrungshunger zu vergleichen, der eine nicht zufällige Plasmogamie veranlaßt. Denn bei einer solchen Plasmogamie soll der erschöpfte Plasmakörper durch Mischung mit demjenigen des angeschlossenen Individuums regeneriert werden, ohne daß die Organisation und Existenz des letzteren gestört würde; daher gehen aus der getrennten Plasmogamie wieder die beiden ursprünglichen Individuen hervor. Bei der Copulation dagegen nimmt der aktive Copulant seinen passiven Partner ganz in sich auf, um vor allem dessen Chromatinsubstanz dem eigenen Kern und Chromidium einzuverleiben, während das fremde Plasma nur teilweise eingesogen wird. Der in erster Linie erstrebte Zuwachs an Chromatinsubstanz verweist also auf eine gewisse Erschöpfung dieser Substanz in dem aktiven Copulanten, weshalb man den dadurch ausgelösten Trieb allenfalls einen „Chromatinhunger“ nennen könnte. Dies deutet wieder auf ein bestimmtes Ziel hin, bei dem Kern und Chromidium eine Hauptrolle spielen, nämlich auf die Fortpflanzung,

die denn auch nach den Copulationen nicht ausbleibt, allerdings in verschiedener Weise je nach dem Grade der Copulation.

Soweit nämlich die voranstehende Darstellung sich darauf bezieht, statt einer bloß umschreibenden Formel (Chemotaxis) eine empirisch faßbare Ursache der Copulation (Chromatinhunger) festzustellen, gilt sie natürlich für die unvollkommene Copulation so gut wie für die vollkommene. Da jedoch der letzte Abschluß des Prozesses, die Vereinigung der beiderseitigen Chromatinsubstanz, gelegentlich ausbleiben kann, gehen auch dessen weitere Folgen auseinander. Es ist klar, daß, wenn die Primärkerne einer Copula aus irgendwelchen Ursachen, statt zu verschmelzen, zugrunde gehen (unvollkommene Copulation), eine Fortpflanzung durch Individualteilung darauf nicht folgen kann, da sie die Beteiligung eines Primärkerns voraussetzt; folglich kommt alsdann nur die aus dem vereinigten Chromidium hervorgehende Entstehung von Sekundärkernen und weiter von Sporen in Frage (s. oben). Umgekehrt schafft die Caryogamie einen vollkommenen, zu Individualteilungen tauglichen Primärkern; und obgleich ich solche Teilungen einer vollkommenen Copula bei *Difflugia lobostoma* nicht beobachtet habe, zweifle ich nicht an der Allgemeingültigkeit der entsprechenden Angaben von Reukauf.

Eine unvollkommene Copula (ohne Caryogamie) scheint also unmittelbar eine Sporenbildung einzuleiten, während eine vollkommene Copula (mit Caryogamie) wahrscheinlich in der Regel eine Ruhecyste und darauf Individualteilungen zur Folge hat.

Trotzdem wäre es natürlich verfehlt, die Copulation als einen integrierenden Teil eines Fortpflanzungsaktes, sei es einer einfachen Teilung (Individualteilung) oder einer Sporenbildung zu betrachten. Denn tatsächlich geht weder jede Teilung einer Difflugie aus der Ruhecyste einer vollkommenen Copula hervor, noch erfolgt jede Sporenbildung an einer zweikernigen unvollkommenen Copula. Die Bedeutung der Copulation fertiger Tiere beruht vielmehr vor allem in einer Regeneration der erschöpften Chromatinsubstanz; und daher ist nur dann, wenn eine solche Erschöpfung vorliegt, die vollkommene Copulation eine notwendige Vorbedingung — nicht aber Ursache — der Fortpflanzung durch Teilung.

Die Copulation der Sporen.

Sie stimmt in vielen Dingen mit der Copulation der Reifeformen überein. Denn je zwei copulierende Sporen verschmelzen ebenfalls

vollständig zu einem Individuum mit einfachem Kern (Schaudinn 1911, Elpatiewsky); und diese Copulation ist ebensowenig wie bei den Reifeformen ein integrierender Teil einer Fortpflanzung, da sie eine solche überhaupt nicht im Gefolge hat, und auch keine ständige und notwendige Begleiterscheinung der Sporenbildung ist, indem die nicht copulierenden Agameten dasselbe Ziel erreichen, wie die copulierenden Cameten. Trotzdem ist die Copulation der Sporen keineswegs mit derjenigen der Reifeformen identisch.

Wenn es nach dem Verhalten der aktiven Copulanten unter den Reifeformen mehr als wahrscheinlich ist, daß sie, infolge einer Erschöpfung ihrer Chromatinsubstanz, diese durch eine Aneignung einer fremden aber artgleichen derartigen Substanz zu regenerieren streben, so kann ein solches Motiv (Chromatinhunger) für die Copulation der Sporen nicht angenommen werden. Denn die Kerne der eben erst neu entstandenen Sporen können nicht schon verbraucht, regenerationsbedürftig sein; um so weniger als ein Teil von ihnen, die Agameten, überhaupt nicht copulieren. Die Notwendigkeit der Copulation der Gameten muß also einen anderen Grund haben; und die geschlechtliche Differenzierung der letzteren läßt auch in der Tat einen solchen Grund erkennen.

Diese Differenzierung zeigt sich schon in der verschiedenen Größe der zweierlei Gameten; da jedoch diese äußerliche Verschiedenheit gelegentlich auch fehlt (*Chlamydophrys*), so verweist uns dies auf eine innere Verschiedenheit, nämlich in der Konstitution der Kerne. Dabei kann es sich, wie gesagt, nicht um einen Erschöpfungszustand eines Teils von ihnen handeln, dem durch eine Caryogamie mit anderen lebenskräftigen Kernen abgeholfen werden soll; folglich bleibt nur die Annahme übrig, daß die Gameten sich qualitativ so unterscheiden, daß durch die Vereinigung von je zweierlei Typen von ihnen ein neuer Kern hergestellt wird, der gleich demjenigen eines Agameten zunächst in der Entwicklung der Spore zur Reifeform mitzuwirken imstande ist. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit, sobald man überlegt, daß die Gametenkerne eben erst entstandene Sekundärkerne sind, die nicht aus einer einfachen Teilung eines Primärkerns, sondern durch eine vollkommene Neubildung aus dem Chromidium hervorgingen. Denn unter solchen Umständen ist ihre Variation ebenso verständlich, wie sie am fertigen sich teilenden Primärkern unwahrscheinlich wäre.

Es wird sich nun kaum etwas gegen die Folgerung einwenden lassen, daß die geschlechtliche Differenzierung der Gametenkerne, der sich meist eine entsprechende Verschiedenheit der ganzen Sporen

anschließt, eben auch den Trieb zur Copulation von je zweierlei Gameten und so zur Verschmelzung ihrer Kerne auslöst. Wie hat man sich nun diesen Trieb zu denken?

Ich habe zur Erklärung der Plasmogamie den einfachen Hunger (Nahrungshunger) herangezogen, indem einem erschöpften Individuum durch eine vorübergehende Verbindung mit einem lebenskräftigen Individuum gerade so wie bei einer Nahrungsaufnahme neue Energie, und zwar zunächst dem Plasma zugeführt wird. Damit soll keineswegs eine volle und endgültige Erklärung gegeben sein, sondern nur der Vorgang durch einen Vergleich mit einem uns selbst bekannten Triebe und seinen Wirkungen veranschaulicht werden, was durch das Wort „Chemotaxis“ kaum erreicht wird. — Auch der die Copulation der Reifeformen veranlassende Trieb schien mir eine ähnliche Bezeichnung zu verdienen. Nur rührt er nicht von einer allgemeinen Erschöpfung des ganzen Organismus, sondern vor allem des für die Fortpflanzung wichtigsten Organs, des Kerns, bzw. des Chromatins her. Dieser Chromatinhunger unterscheidet sich daher von dem Nahrungshunger dadurch, daß die Einführung der Chromatinsubstanz eines Artgenossen in die eigenen Chromatingebilde (Kern, Chromidium) nach der äußeren Erscheinung mit einer Nahrungsaufnahme schlechtweg kaum vergleichbar ist.

Noch weiter entfernt sich von einer solchen Vorstellung der Trieb, der die geschlechtlich differenzierten Sporen zusammenführt. Seine Bezeichnung als „Geschlechtstrieb“ wäre aber unpassend, da dieser dem Leben der höher stehenden Tiere entnommene Begriff sich gar nicht unmittelbar darauf bezieht, was hier als Copulation behandelt wird. Nimmt man hinzu, daß die verschiedenen Copulationen immerhin verwandte Erscheinungen bleiben, so scheint es mir richtiger, den Copulationstrieb der Gameten eben zugunsten der Anschaulichkeit als „Geschlechtshunger“ zu bezeichnen.

Freilich würde dieser Ausdruck erst dann passend erscheinen, wenn sich für die Copulation der Gameten ein ähnlicher Unterschied ihres Verhaltens nachweisen ließe, wie bei den aktiven und passiven Copulanten der Reifeformen. Dieser Nachweis ist nun bei den Thalamophoren nicht möglich; selbst die Sporen von *Centropyxis*, die nicht nur nach Entstehung und Größe verschieden, sondern auch beschalt sind, copulieren nicht so wie die Reifeformen, sondern so, daß sie gleichzeitig ihre Schalen verlassen und extrathalam verschmelzen, ohne daß man von einer kenntlichen dynamischen Überlegenheit etwa des Macrogameten reden könnte. Erst ein Vergleich mit einer noch weiter differenzierten Art der Copulation, nämlich

der Befruchtung der Eier und ihnen homologer Fortpflanzungskörper gestattet auch bei den Sporen überhaupt die angedeutete physiologische Überlegenheit der einen anzunehmen.

Das, was man bei den Polyplastiden Befruchtung nennt, kommt in durchaus übereinstimmender Weise auch unter den Protozoen vor (s. oben), natürlich mit der Maßgabe, daß die Ausgangsformen des Prozesses bei den Polyplastiden Zellen, bei den Monoplastiden dagegen selbständige Individuen sind. Die bekanntesten Beispiele finden sich bei den Coccidien. Doch werde ich mich an dieser Stelle auf eine flüchtige Darstellung dieser Beispiele beschränken.

Die geschlechtliche Differenzierung der Sporozoen beginnt nicht immer erst an den Sporen, sondern ist oft schon an den zur Sporenbildung bestimmten Muttertieren zu beobachten, von denen sie auf die Sporen übertragen wird. Diese zweierlei Differenzierung der Muttertiere und ihrer Sporen ist aber nicht überall leicht auseinander zu halten. Wenn bei den Aggregaten bereits die vegetativen Formen dimorph auftreten und nach ihrer Encystierung durch die von den Gregarinen her bekannten Wandlungen, unter Ausscheidung eines Restkörpers, ebenfalls entsprechend dimorphe Massensporen herstellen, so ist es klar, daß der Dimorphismus der vegetativen Ausgangsformen (Muttertiere) und derjenige der Sporen wohl ursächlich zusammenhängen, aber nicht schlechtweg identisch sind, indem der Dimorphismus der Sporen doch erst gleichzeitig mit diesen als Neubildung entsteht.

Ebenso verhält es sich bei dem Microgametocyten der Coccidien, insofern er selbst und seine Sporen leicht auseinander zu halten sind. An dem zugehörigen Macrogameten ist aber eine solche Unterscheidung nicht ebenso leicht durchzuführen, da die aus dem sogenannten Reifungsprozeß hervorgehende Einzelspore mit dem früheren Macrogameten identisch erscheint. Dieser Schwierigkeit läßt sich jedoch dadurch begegnen, daß, wie ich schon ausführte (s. oben), die äußerliche Identität der Substanz nicht mit einer Identität der Organisation zusammenfällt. Die Organisation des unreifen Macrogameten und diejenige seines Reifungsprodukts, der Einzelspore, sind ebenso verschieden, wie die analogen Zustände des Microgametocyten und seiner Massensporen, und ebenso Zeugnisse verschiedener Existenzen. Will man dies nicht gelten lassen, so müßte man folgerichtig die genannten Massensporen als einfache Teilungsprodukte des Microgametocyten bezeichnen, wodurch aber eine natürliche Definition der Teilung (s. oben) auf den Kopf gestellt würde. Es muß also dabei bleiben, daß der ursprüngliche Macrogamet der



Coccidien in eine neuorganisierte Einzelspore übergeht, und daß folglich die mit einer echten Eibefruchtung übereinstimmende Verbindung der Macro- und Microgameten der Coccidien eine Copulation von Sporen ist.

Zur Charakteristik der Eibefruchtung kommt aber noch ein weiteres Merkmal hinzu, nämlich die Copulation einer Einzelspore mit einer Massenspore, woraus sich eben auch andere Folgerungen in bezug auf das biologische Verhältnis der beiderlei Sporen ergeben.

Die Verwandlung beinah des ganzen Macrogameten — mit Ausnahme der nach außen ausgestoßenen Kernteile — in eine Einzelspore oder Oospore hat zur Folge, daß diese die Massensporen, die man eigentlich schon Spermien nennen könnte, an Größe außerordentlich übertrifft, indem die letzteren wesentlich aus Kernmasse bestehen, und das geringe zugehörige Plasma hauptsächlich zur Herstellung der Geißeln, ihrer Bewegungsorgane dient. Trotzdem nun die große Oospore ruhen bleibt und die sich lebhaft bewegenden Spermien an sie herankommen, so ist es doch nach Schaudinn's Beobachtungen (1900) ausgeschlossen, daß sie schlechtweg das aktive Element der Befruchtung darstellen. Ihre Bewegung in Verbindung mit ihrer großen Zahl dient nur dazu, sie überhaupt in die Nähe der Oospore zu bringen; im gegebenen Augenblick zieht aber die Oospore zuerst durch einen von ihr ausgehenden chemotaktischen Vorgang die Spermien an und saugt dann eine von ihnen in ihr Inneres ein.

So stellt sich also die Oospore als das aktive Element, die Spermie als das passive Element bei der Eibefruchtung dar; eine Unterscheidung, die wir bei den vegetativen Formen der Difflugien kennen lernten, die jedoch bei der Copulation von weniger verschiedenen Sporen als den letztgenannten nicht kenntlich wird, aber nunmehr wohl angenommen werden muß. Gleichzeitig erläutert diese Schlußfolgerung genauer, was ich als den Geschlechtshunger der Sporencopulationen überhaupt bezeichnete.

Die Differenzierung, die die Sporencopulation in der Eibefruchtung der Coccidien erreicht hat, ist aber über das Besprochene hinaus noch weiter gegangen. In den Copulationen der übrigen Protozoen spielt wohl auch die Caryogamie die Hauptrolle, daneben tritt aber die Verschmelzung beider Plasmaleiber nicht ganz zurück, so daß sie für das Copulationsprodukt immerhin einige Bedeutung beanspruchen kann. Von der befruchtenden Spermie erscheint dagegen die Kernmasse und die durch sie zustande kommende Caryo-

gamie als das allein maßgebende Moment. Denn die bekannten Copulationsvorgänge von *Adelea*, auf deren Besonderheiten ich hier nicht einzugehen brauche, beweisen aufs klarste, daß die Befruchtung sich auf die Einsaugung bloß eines männlichen Kerns durch die Oospore beschränken kann, während das Plasma des Microgameten davon ganz ausgeschlossen bleibt. Die akzessorischen Teile der Spermien der Coccidien sinken daher zur Bedeutung eines Vehikels für den Transport der Kernmasse herab und erfüllen nur eine notwendige Vorbedingung für den eigentlichen Zweck, die Caryogamie, ohne an der Copulation im ganzen unmittelbar teilzunehmen.

Bei der Eibefruchtung scheidet die Spermie als ein der Oospore gleichwertiger Copulant aus und die Oospore bleibt der einzige individuelle Träger dessen, was die wichtigste Folgeerscheinung der Befruchtung ist, d. i. der weiteren Entwicklung des durch die Sporen-Fortpflanzung geschaffenen neuen Individuums.

Die hier vorgeführte Eibefruchtung der Coccidien schließt die Reihe der Copulationserscheinungen bei den Protozoen. Allerdings erinnert die Conjugation der Infusorien und eventuell einiger Thalamophoren (s. oben) in mancher Beziehung an die Befruchtung, kann ihr aber nicht einfach an die Seite gestellt werden. Der Hauptunterschied bleibt, daß es sich bei der Conjugation gar nicht um eine Fortpflanzung durch eine neue Generation (Sporen), sondern nur um eine Regeneration der Kerne handelt, wie sie auch bei der Copulation der vegetativen Formen bei den Thalamophoren vorkommt.

Literaturverzeichnis.

Blanc, Les Difflugies de la faune profonde du Lac Léman. in: Recueil inaugural de l'Université de Lausanne. 1892.

Blochmann, Zur Kenntnis der Fortflanzung von Euglypha alveolata. in: Morphol. Jahrb. Bd. 13, 1888.

Bütschli, Zur Kenntnis der Fortpflanzung bei Arcella vulgaris. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21, 1875.

Cienkowsky, Über einige Rhizopoden und verwandte Organismen. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12 1876.

Elpatiewsky, Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 10, 1907.

Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.

Hertwig, R., Der Organismus der Radiolarien. 1878.
—, Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. in: Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München 1907.
Jaworowsky, Przyczynek do znajanosci rozmnazania roznozek slodkowodnych. Lwow 1901. (Nach Zülzer citiert.)
Jickeli, Über die Copulation von Difflugia globulosa. in: Zool. Anz. Bd. 7 1884.
Reukauf, Zur Encystierung von Euglypha alveolata. in: Zool. Anz. Bd. 39 1912.
Rhumbler, Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden III—V. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61 1896.
—, Zelleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden usw. in: Biol. Zentralbl. Bd. 18 1898.
Schaudinn, Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. in: Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. 13, 1900.
—, Nachtrag zu den Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. in: Fritz Schaudinn's Arbeiten 1911.
Schewiakoff, Über die karyokientische Kernteilung der Euglypha alveolata. in: Morphol. Jahrb. Bd. 13, 1888.
Siedlecki, Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae. in: Anz. d. Akad. Wiss. Krakau 1899.
Swarcyewsky, Über die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 12, 1908.
Verworn, Biologische Protistenstudien. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 50, 1890.
Zülzer, Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 4, 1904.

Figurenerklärungen.

Alle Figuren beziehen sich auf *Difflugia lobostoma* und sind in gleicher Vergrößerung gezeichnet, teils nach den ganzen Stücken und teils nach Durchschnitten (Dschtt.)

Tafel 7.

Entstehung der Microamöben.

Fig. 1. *mi* Microamöbe im Begriff sich vom Muttertier abzulösen.

Fig. 2 und 3. Abgelöste kriechende Microamöben.

Fig. 4. Dschtt. *mi* erste Anlage einer Microamöbe, *ak* Amöbenkern im Muttertier, daneben Kieselsplitter.

Fig. 5. Zwei Amöbenanlagen, *ps* Pseudopodien.

Fig. 6. Dschtt. Zwei Amöbenanlagen, Primärkern und Chromidium des Muttertiers in Auflösung, Chromidium-Kügelchen = Anlagen von Sekundärkernen.

Fig 7. Amöboider Körper mit dichtem Plasma und mehreren Pseudopodien, nach dem Leben.

Fig. 8. Derselbe Körper konserviert, mit zwei Pseudopodien, Chromidiumballen, Chromidium-Kügelchen und fertigen Sekundärkernen.

Fig. 9. Freie und in Ablösung begriffene Microamöben, *rk* Restkörper in Auflösung.

Fig. 10 Freie, teils noch zweikernige Microamöben ausserhalb und in der Schale, der Restkörper verschwunden.

Fig. 11. Dschtt. Größtenteils noch miteinander zusammenhängende, aber vom zerfallenden Restkörper (*rk*) getrennte Micromöben.

Entstehung der Macroamöben.

Fig. 12. Amöbe mit Sekundärkern (*s*) und zahlreichen, teils in Vacuolen eingeschlossenen Chromidium-Kugeln, *rk* der abgetrennte Restkörper mit Primärkern.

Fig. 13. Dschtt. Eine ähnliche Amöbe mit weniger Chromidium-Kugeln, aber zahlreichen Vacuolen mit Chromidiumresten und Kieselspittern, *s* Sekundärkern, *rk* der sich auflösende Restkörper.

Fig. 14. Dschtt. Eine ähnliche Amöbe, der Sekundärkern (*s*) ausnahmsweise schon weiter entwickelt, *rk* letzte Spuren des Restkörpers.

Fig. 15. Dschtt. Amöbe und Restkörper noch breit zusammenhängend, *s* Sekundärkern, *p* der sich auflösende Primärkern, *mi* eine Microamöbe in der Schale.

Fig. 16. Drei zusammenhängende Macroamöben, zwei außerhalb, eine in der Schale, der Restkörper bereits verschwunden.

Fig. 17. Dschtt. Die Macroamöbe von dem kugligen Restkörper (*rk*) abgeschnürt.

Fig. 18. Dschtt. Eine Copula mit zwei getrennten Primärkernen (einer außerhalb des Schnittes), Chromidium in Auflösung, *s* ein sich von ihr ablösender Sekundärkern.

Fig. 19. Dschtt. *ma* eine sich eben ablösende Macroamöbe, *rk* Restkörper.

Fig. 20. *ma* eine eben aus der Schale ausgetretene Macroamöbe, *rk* Restkörper, teils außerhalb, teils in der Schale.

Tafel 8.

Fig. 21. Eine eben abgelöste Macroamöbe, ohne jede Spur eines Chromidium.

Metamorphose der Macroamöben.

Fig. 22. Eine Macroamöbe mit dünnen Pseudopodien und durchschimmernder Vacuole, nach dem Leben.

Fig. 23. Dieselbe Amöbe konserviert, Dschtt. *ps* Pseudopodienrest, das Plasma von hellen Kügelchen und Chromidiumfetzen durchsetzt, der Kern in Metamorphose.

Fig. 24. Dschtt Macroamöbe mit einigen Chromatinkugeln und Kieselspittern, der Kern in Metamorphose.

Fig. 25. Macroamöbe nach dem Leben.

Fig. 26. Dieselbe Amöbe konserviert, Dschtt.; der Kern bereits typisch, das Chromidium ringförmig, eine peripherische Schicht von Kieselsplittern.

Plasmogamie.

Fig. 27. Zwei Difflugien (*a*, *b*) im Begriff um ein Beutetier (*c*) zusammenzufließen.

Fig. 28. Drei plasmogamisch verbundene Difflugien, *c* ein eben aufgenommener Nahrungsbissen.

Fig 29. Dschtt. Zwei plasmogamisch verbundene Difflugien in voller Auflösung.



Fig. 30. Dschtt. Ein plasmogamisches Paar mit beginnender Rückbildung der Primärkerne (*p*), Zerfall des Chromidium und Bildung von Sekundärkernen (*s*) für Microamöben.

Copulationen.

Fig. 31. Dschtt. *a* Copula zweier Tochtertiere, *b*, *c* die atrophischen Reste der Muttertiere.

Fig. 32. Dschtt. Wiederholte Copulation zwischen einer Copula mit Caryogamie (*a*) und einer Copula vor der Caryogamie (*b*), *c* die leere zu *b* gehörige Schale.

Fig. 33. Normale Copula, *a* der aktive, *b* der passive Copulant.

Fig. 34. Dschtt. Unvollkommene Copula mit getrennten, in Rückbildung begriffenen Kernen (*p*) und in Kügelchen zerfallenem Chromidium.

Fig. 35. Dschtt. Copula mit beginnender Caryogamie und zahlreichen Kieselsplittern, *a* außerhalb der Schale zurückgebliebener und zerfallender Plasmarest.

Fig. 36. Heteropole Copulation, *a* der aktive, *b* der passive Copulant.

Fig. 37. Dschtt. Wiederholte Copulation zwischen einer Copula *a* mit beginnender Caryogamie und einer einfachen Difflugie *b*.

Tafel 9.

Fig. 38. Normale Copulation, *ps* Pseudopodien.

Fig. 39. Dreiergruppe von zwei passiven Copulanten (*a*, *b*) und einem aktiven Copulanten (*c*).

Fig. 40. Wiederholte Copulation in einer Dreiergruppe, *ab* erste, *bc* zweite Copulation.

Fig. 41. Dreiergruppe in einer Linie, *ab* normale Copulation, *bc* abnorme Copulation an den aboralen Polen, *b* der aktive Copulant.

Fig. 42. Heteropole Copulation, *a* der aktive, *b* der passive Copulant.

Fig. 43. Normale Copula, *a* der passive, *b* der aktive Copulant mit zwei aboralen Öffnungen (*d*), *c* leere kleine Schale.

Fig. 44. Eine Difflugie, mit ihren Pseudopodien eine leere Schale umklammernd.

Fig. 45. Eine Difflugie, die eine halbleere Schale angebohrt hat und mit zwei Pseudopodien in sie eindringt, *x* abgestorbener Plasmarest.

Uber die Organisation und den Teilungsvorgang des Flaschentierchens *(Folliculina ampulla).*

Von
Dr. Heinrich Sahrhage,
ehem. Assistenten am Zool. Institut der Universität Kiel.

(Hierzu Tafel 10 u. 11).

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit bildet einen für sich selbständigen Teil meiner Inaugural-Dissertation über „Bodenprotozoen der Kieler Bucht“, die ich vom Herbst 1913 bis zum Frühjahr 1915 unter Anleitung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geh.-Reg. Rat Professor Dr. K. Brandt, im Zoologischen Institut der Universität Kiel ausgeführt habe. Sie ist im wesentlichen faunistisch-systematisch-morphologisch orientiert. Es sind darin 64 bodenbewohnende Protozoenarten (11 Amöben, 3 Heliozoen, 46 Ciliaten, 4 Suctorien) — zum Teil von K. Möbius, H. Lohmann u. a., zum Teil von mir in der Kieler Förde gefunden — unter Angabe ihrer Synonyme und sämtlicher mariner Fundorte mit ihrer genauen Artbeschreibung aufgeführt. Zwar ist die Mehrzahl dieser Arten bereits von irgendwelchen anderen Fundorten her bekannt, doch vermochte ich bei vielen von ihnen die vorliegenden Beobachtungen richtigzustellen und zu ergänzen, wobei mir namentlich die Vitalfärbung ausgezeichnete Dienste leistete. Die Untersuchung lebenden Materials stand durchaus immer im Vordergrunde.

Einer der interessantesten Ciliaten unserer Förde ist *Folliculina ampulla*, das Flaschentierchen, dem ich dank überreich gewonnenen

Materials eingehendere Studien widmen konnte, die im folgenden ausführlich darzulegen sind. Eine kurze Rekapitulation meiner Materialbeschaffungs- und Arbeitsmethoden wird als Einleitung dazu willkommen und zum Verständnis der Untersuchungsbedingungen notwendig sein.

Die Materialbeschaffung ist meist das Schwierigste, was bei der Untersuchung lebender Bodenprotozoen des Meeres zu überwinden ist. Nach längerem Herumexperimentieren kam ich zur Anwendung einer „Glasplattenmethode", die sich im Verfolg meiner Arbeit stets sehr gut bewährte. Man stößt in der Literatur wiederholt auf Angaben, daß mittels in das Wasser eingeführter Glasplatten die Protozoen „anzulocken" und auf diesen zu „konzentrieren" seien. So haben sich A. GRUBER (Die Protozoen des Hafens von Genua. Nova Acta Akad. Leop. Carol. 46, 1884), K. MÖBIUS (Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht. Abh. d. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, 1888), F. SCHAUDINN (Über die Kopulation von Actinophrys sol. Sitzungsber. d. Berl. Akad., 1896) u. a. Material verschafft. Ich führte diese Methode mit Objektträgern durch, die ich mit Hilfe eines nach MÖBIUS' Angaben (a. a. Orte) modifizierten und vervollkommneten Stangenapparates in die Tiefe des Hafens versenkte. MÖBIUS schraubte einfach einen mit Blei beschwerten Holzklotz an eine lange Latte und steckte in Sägeschnitte desselben die Glasplatten hinein. Ich brachte statt des Klotzes eine Querstange an der unten zugespitzten Latte an, und stellte die Gläser wagrecht, statt senkrecht, um sie vor dem Zerbrechen zu schützen, denn die Latte wurde mit ihrer Spitze bis an die Querstange in den Boden hineingestoßen, sodaß die Glasplatten sich eben oberhalb desselben befanden. Der ganze Apparat wurde unter Brücken an Pfählen befestigt; bei MÖBIUS pendelte er frei im Wasser.

Wo es — wie an der Außenförde oder im freien Fahrwasser — an geeigneten Brücken, resp. an solchen überhaupt, mangelte, mußte ich eine indirekte Methode zur Anwendung bringen, nämlich Material (Bodensatz, Pflanzen, Tiere . . .) vom Grunde des Meeres heraufholen und der Ruhe im Aquarium überlassen, wobei sich gar bald — infolge einsetzender rascher Vermehrungstätigkeit und Zusammengehaltenwerdens auf engem Raum — eine sehr reichhaltige Protozoenfauna entwickelt. Ich verwandte dazu einen im Institut vorhandenen, von V. HENSEN konstruierten „Bodenschlitten", eine modifizierte Dredge, die auf einer etwas konkaven Eisenplatte, deren vorderer Rand sich je nach Handhabung der Zugleinen mehr oder weniger in den Boden eingräbt, über diesen dahingezogen wird. In die Aquarien hängte

ich ebenfalls Glasplatten (Objektträger) hinein, die einfach in eingeschnittene Korke geklemmt wurden und je nach deren Größe und Tragfähigkeit an der Oberfläche schwammen, oder derart im Wasser schwebten, daß sie den Boden des Aquariums stehend berührten.

Einige Wochen müssen die Platten wenigstens im Hafen oder im Aquarium verblieben sein, ehe eine nähere Untersuchung sich lohnt. Man findet dann einen mehr oder weniger dichten Besatz von mikroskopisch kleinen Algen, Diatomeen, Detritusteilchen und dgl., der von einer oft sehr reichhaltigen, zuweilen auch mehr einförmigen, Protozoenfauna bevölkert ist. Nicht nur festsitzende Formen (Vorticellen, Zoothamnien, Cothurnien, Folliculinen, Suctorien ...) und auf der Unterlage kriechende Organismen (Amöben, Biomyxen, gewisse Foraminiferen ...) sondern noch viel mehr freischwimmende Ciliaten (Holo- Hypo- und Heterotriche) sind an der Zusammensetzung derselben beteiligt. Eigentliche pelagische Formen (Tintinnen, Flagellaten ...) setzen sich jedoch an die Glasplatten im allgemeinen nicht. Jene erranten Ciliaten sind wohl durch den Nahrungstrieb oder andere Beeinflussungen an den Boden gebunden, so daß sie sich durchweg nur in der unmittelbar über diesem befindlichen Wasserschicht aufhalten. Vereinzelt werden sie durch den Auftrieb des Wassers auch in höhere Schichten und selbst bis an die Oberfläche gebracht, wie gelegentliche Fänge derselben von Stein (140, p. 269), Levander (81, p. 94) u. a. mit pelagischen Netzen beweisen. Das gilt selbst für so typische Bodenformen wie die Amöben, deren Lohmann im freien Wasser der Ostsee uud des Mittelmeeres eine ganze Anzahl fing. Auch sämtliche festgewachsenen Protozoen weisen in irgendeiner Periode ihres Lebens freischwimmende Entwicklungsstadien auf, die der Ausbreitung ihrer Art dienen, so besitzt natürlich auch *Folliculina ampulla* errante Jugendformen.

Die Tatsache, daß auch die Bodenprotozoen im Wasser mit Hilfe des Auftriebs emporsteigen können, bildet die Voraussetzung der Anwendbarkeit der Glasplattenmethode, denn die Gläser können nicht in den Boden eingeführt werden, brauchen ihm auch nicht aufzuliegen. Vielmehr werden sie ohne weiteres von Bodenformen bevölkert, wenn sie ein geraumes Stück über dem Boden schweben oder gar (wie in den Aquarien) an der Wasseroberfläche schwimmen. Die „Anlockung" besteht nun einfach darin, daß den im Wasser suspendierten Protozoen eine Ansatzfläche geboten wird, auf deren Algen-, Detritus- und Bakterienbelag sie zugleich Nahrung finden. Die „Konzentrierung" erfolgt leicht durch ihre rasche weitere Vermehrung, denn ein Verlassen der Platten findet selten statt, da das

Pelagischwerden von Bodenformen eben nur eine Ausnahme ist. Das Festhalten derselben auf den Glasplatten scheint durch thigmotaktische Anziehung erleichtert zu werden. Anders vermag ich mir die Tatsache nicht zu erklären, daß die Protozoen sich auch an den senkrecht hängenden Platten, und selbst bei ihrer Herausnahme aus dem Aquarium und der Überführung in andere Gefäße, halten. (Vgl. A. PÜTTER, Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. Anat. u. Phys. Abt. Phys. 1900, Suppl.) Wichtig scheint hierbei der die Glätte der Glasplatten aufhebende Detritusbelag zu sein, denn bei einigen Kontrollversuchen in Süßwasser, wobei dieser ausblieb, erhielt ich negative Resultate. Man findet auf den Platten — für diese Kleinorganismen ganze „Welten für sich", in denen sie sich ungestört ernähren, entwickeln und vermehren können — die verschiedenen Arten, wenn überhaupt, so zugleich im allgemeinen in großer Individuenzahl. Auf diese Weise erhielt ich ein überreiches Material, besonders von *Folliculina ampulla* und hatte zugleich die beste Gelegenheit, ihre Teilungsvorgänge zu verfolgen, die fortwährend auf den Platten vor sich gingen. Die erranten Jugendformen, deren Freibeweglichkeit, soweit ich sie beobachten konnte, überhaupt nur nach Stunden zählte, verließen ihre Glasplatte selten, setzten sich vielmehr unter Gehäuseabscheidung auf dieser wieder fest.

Da ich die Plattenmethode, wie schon erwähnt, mit Objektträgern durchführte, die ich nachher direkt unter das Mikroskop bringen konnte, war es möglich, die Protozoen auch bei ihrer Untersuchung gewissermaßen in ihren „natürlichen Lebensbedingungen" zu erhalten. Das ist von ganz besonderer Bedeutung für derartig empfindliche Organismen wie *Folliculina ampulla*, deren Beobachtung von jeher für eine der schwierigsten Aufgaben bei der Erforschung der Bodenprotozoen galt. Die Lebenduntersuchung ist zu einem Verständnis der gesamten Organisation unbedingt erforderlich, — ganz davon abgesehen, daß eine brauchbare Konservierung des Weichkörpers früher überhaupt nicht gelungen war. Die Folliculinen leben auf Algen, Steinen, Pfahlwerk ..., und ein Ablösen ihrer Hülsen von der Unterlage, mit der sie verwachsen sind, ist nur selten ohne Beschädigung möglich, da sie, ebenso wie die Weichkörper, äußerst leicht verletzlich und gegen jede Berührung empfindlich sind. So erscheint die Glasplattenmethode, welche es ohne weiteres gestattet, die Tierchen mitsamt ihrer Unterlage unter das Mikroskop zu bringen, überhaupt als die einzig anwendbare.

Infolge der Schwierigkeit von Lebenduntersuchungen beschränken sich die meisten der früheren Untersucher des Flaschentierchens auf

das Studium des Gehäuses, oder stellen doch dieses durchaus in den Vordergrund. STEIN (140) und MÖBIUS (95) sind die einzigen, die sich ausführlicher auch in die Erforschung des Weichkörpers einlassen; letzterer genoß allerdings schon die wesentliche Hilfe der Glasplattenmethode, wohingegen STEIN noch die einzelnen Individuen von Spirorben und Algen isolieren und auf den Objektträger übertragen mußte, um sie unter das Mikroskop zu bringen. Daher hat er auch nur sehr wenige Exemplare untersuchen können, und selten boten sie sich ihm in geeigneter Stellung dar, um eine genauere Erforschung ihrer Organisation zu gestatten. Um so höher sind seine Ergebnisse einzuschätzen, denn diese verlangt „einen außerordentlich großen Aufwand an Zeit, Geduld und Begriffsvermögen". STEIN klagt ferner über die „Scheuheit und Empfindlichkeit" der Tierchen, die sich unter dem Mikroskop nicht ausstrecken wollen und bei der geringsten Erschütterung in ihre Hüllen zurückfahren. Das wird natürlich vermieden, wenn man die Original-Glasplattenkulturen unter das Mikroskop bringt und so die Folliculinen in ihrer gewohnten natürlichen Umgebung beläßt. Notwendig ist auch eine genügende Wasserbedeckung und selbstverständlich eine Untersuchung ohne Deckglas. Dennoch ziehen sich die Tierchen oft nach längerem Verweilem unter dem Mikroskop völlig und dauernd in ihre Hülsen zurück, was MÖBIUS durch „respiratorische Unbehaglichkeiten" erklären will, als dessen Ursache ich aber vielmehr eine Anreicherung des Salzgehaltes auf den Platten durch den fortdauernden Ersatz des abgedunsteten Seewassers ansehen möchte, kann doch sogar die Konzentration bis zum Niederschlag von Salzkristallen ringsum an den Plattenrändern steigen. Ich habe mit Erfolg diesem Übel dadurch vorgebeugt, daß ich zum Ersatz der Abdunstung nicht wieder Seewasser, sondern destilliertes Wasser oder Wasserleitungswasser nahm. Die meisten anderen Protozoen sind in dieser Beziehung übrigens viel weniger empfindlich. Hinzuzufügen ist, daß mir auch die Konservierung des Weichkörpers in befriedigendem Maße gelungen ist, indem nämlich die ganze Glasplattenkulter schnell in eine mit FLEMMING'schem Gemisch (1 g Chromsäure, $^1/_2$ g Osmiumsäure, 6 ccm Eisessig, 120 ccm Wasser) oder mit Pikrinessigsäure (100 ccm konz. wäss. Pikrinsäurelösung, 200 ccm Wasser, 3 ccm Eisessig) gefüllte Petrischale übertragen wurde. Auch die Weiterbehandlung (Färbung mit Boraxkarmin) erfolgte in wagerechter Haltung in Petrischalen. Das Konservierungsgemisch durchdringt sehr schnell Hülse und Tier, wenn auch letzteres natürlich niemals in ganz ausgestrecktem Zustande zu fixieren war. Die Hülse wird in Nelkenöl

fast vollständig durchsichtig. Somit hoffe ich denn, alle Material- und Beobachtungsschwierigkeiten behoben zu haben, und es dürfte eine Nachprüfung und Ergänzung meiner Untersuchung leicht möglich sein, so daß wir bald die Kenntnis der Gattung *Folliculina* auf eine ebenso hohe Stufe gebracht sehen können, wie die der nahe verwandten Stentoren.

I. Systematisches und Allgemeines.

Die Gattung „*Folliculina*“ ist im Süßwasser nicht vertreten, aber im Meere durchaus kosmopolitisch verbreitet und besonders in der einen Art „*Folliculina ampulla*“ überaus häufig. Diese ist daher schon lange bekannt und wegen ihres eigenartigen Habitus von vielen Untersuchern mariner Bodenprotozoen auf ihre Organisation zu erforschen versucht. Obgleich seit der Entdeckung des „Flaschentierchens“ durch den dänischen Zoologen O. F. Müller (99) jetzt nahezu 130 Jahre vergangen sind, ist es doch nicht gelungen, dieses Ziel in vollem Umfange zu erreichen. Das liegt in den bei der einleitenden Besprechung der Untersuchungstechnik näher erörterten Umständen begründet. Nur allzu oft hat man falsch oder mangelhaft beobachtet, oder aber aus seinen Ergebnissen falsche Schlüsse gezogen. Das kommt zunächt in der Systematik der Gattung zum Ausdruck, da auch noch die große Variationsbreite dieser gehäusebewohnenden Organismen in Betracht zu ziehen ist, die etwa jener der Cothurnien entspricht. Ihr ist es einerseits zuzuschreiben, wenn Wright (152) und andere eine Aufspaltung in allzu viele Arten vornehmen, oder wenn Möbius (95) andererseits überhaupt nur eine einzige Art in der ganzen Gattung anerkennen will. In der nachfolgenden Tabelle habe ich alle Funde von Folliculinen in chronologischer Reihenfolge zusammengestellt. Es handelt sich dabei zumeist um Synonyma der häufigsten Art *Foll. ampulla*; die Namen anderer Arten sind in Paranthese hinzugefügt. Vorkommen in der Kieler Bucht sind durch Sperrdruck kenntlich gemacht.

Synonymen- und Fundortstabelle.

Vorticella ampulla Müller (99), Öresund, 1786.

Folliculina ampulla Lamarck (77), 1816.

(L. rechnete *Foll. amp.* mit Müller's *Vort. vaginata*, in Wahrheit einem Tintinnus, und *Vort. folliculata*, einer Cothurnie, zu den Rädertieren.)

Folliculina ampulla Bory de St. Vincent (7), 1824.

(B. trennt *Foll. amp.* von den Vorticellen ab.)

(*Vaginicola spec.?* Ehrenberg (30 p. 296) 1838, unbeobachtet.)

Lagotia viridis, hyalina, atropurpurea, (producta, stylifer), Wrigth (152), Schottische und Irische Küsten, 1858.

Freia ampulla, aculeata, (elegans) Clap. Lachm. (19), Norwegische Küsten, 1858/61.

(Hierher jedenfalls auch die von denselben Forschern aufgestellte Art *Cothurnia boeckii.)*

Freia americana Leidy (79), Nordamerikan. Ostküste, 1859. (Nach Stein mit *Foll. amp.* identisch.)

Freia (obstretica) Wright, in einer späteren Arbeit von 1862.

Freia aculeata Meyer u. Möbius (92), Kieler Bucht, 1865.

Freia ampulla, (elegans), Stein (140), Ostsee bei Wismar, 1867. (St. zählt die Gattung *Freia* zu den heterotrischen Infusionstierchen.)

Freia (elegans), Grimm (55), Finnischer Meerbusen 1877.

Freia ampulla, Mereschkowsky (90), Weißes Meer, 1877.

Folliculina ampulla, (elegans, producta, hirundo, boltoni), Kent (72), Kanalinseln, 1880/82.

(K. will *Foll. boltoni* im Süßwasser beobachtet haben; eine sehr zweifelhafte Form.)

Freia (mit mehreren Arten) Giard (43), 1883 wo? (Völlig unzugängliche Arbeit, 2 p., 1 Taf.)

Freia (elegans), Gruber (61), Hafen von Genua, 1884.

Freia ampulla (elegans), Entz (34), Golf von Neapel 1884.

Folliculina ampulla, Rees (115), Holländische Küste, 1884.

Folliculina (elegans) Fabre-D. (35), Concarneau 1885.

Folliculina ampulla, Perejasl. (104), Schwarzes Meer, 1885.

Folliculina ampulla, Möbius (93, 95, 97), Kieler Bucht bis zum Belt, 1886/88.

Folliculina ampulla, (elegans), Levander (81) ,Finnische Gewässer, 1894.

Folliculina ampulla, Vanhöffen (145), Küste von Grönland. 1898.

Folliculina ampulla, (melitta, telesto), Laackmann (74), Antarktis, Australien, Sumatra, 1910.

Folliculina expansa, Kramp (73), Grönland 1911. (Nach Dons mit *Foll. amp.* identisch).

Folliculina ampulla, (spirorbis, melitta, telesto), Dons (26), Norwegische Küste, Adria, 1912.

Folliculina ampulla, (elegans), Sahrhage, Kieler Bucht, 1915.

In dieser Tabelle spiegelt sich die fortschreitende Entwicklung unserer Kenntnis der Flaschentierchen wieder. Da Möbius in seiner eingehenden Arbeit (95) einen historischen Rückblick gibt, kann ich mich in dieser Beziehung kurz fassen, doch ist seine oben schon erwähnte Ansicht, daß die ganze Gattung nur eine einzige Art umfasse, unhaltbar und fordert zu einer Kritik heraus.

Die ältesten systematischen Auffassungen der Folliculinen muten uns zwar jetzt recht seltsam an, sind aber doch in dem damaligen Stande der Protozoenforschung durchaus begründet, und der Gattungsname Lamarck's hat — obwohl später vielfach umstritten — das Recht der Priorität vollauf in Anspruch zu nehmen. Die ersten tatsächlichen Beobachter von Flaschentierchen nach der Entdeckung durch O. F. Müller waren Claparède et Lachmann und Wright, unabhängig voneinander an der norwegischen, beziehungsweise britischen Küste. Sie stellten besondere Gattungen auf, jene „*Freia*“, dieser „*Lagotia*“, da ihnen von älteren Beobachtungen nichts bekannt war. Jene aber mutmaßten schon die Verwandtschaft ihrer Organismen mit den Stentorinen, letzterer stellte sie dagegen in die Nähe der Vaginicolen. Nach der Peristomlappenform, der Farbe und Gestalt von Tier und Hülse, unterschieden beide mehrere Arten. Von diesen sind Claperède-Lachmann's *Freia ampulla, aculeata* und Wright's *Lagotia viridis, hyalina atropurpurea* sicher mit Müller's *Vorticella ampulla* identisch, wenn man die erwähnte Variationsbreite berücksichtigt. Dagegen sind vielleicht *Freia elegans*, eine kleinere, zierlichere, beweglichere Form, und *Lagotia producta*, deren Hülsenhals aus einer großen Zahl von Ringelgliedern besteht, und deren Peristomlappen entsprechend lang und zungenförmig ausgezogen sind, als besondere Arten anzusprechen. Eine weitere Wright'sche Art, *Lagotia stylifer*, ist sehr unsicher, denn sie beruht nur auf einem einzigen halbsichtbaren Individuum, dessen einer, schmal spatelförmiger, Peristomlappen in einen fadenförmigen Griffel auslief, und ist auch niemals wieder beobachtet worden. In einer späteren Arbeit beschrieb Wright nochmals eine neue Art, für die er aber den Claparède'schen Gattungsnamen annahm, die *Freia obstretica*; ich vermag nicht zu sagen, ob diese wirklich eine besondere Spezies darstellt, da mir die betreffende Arbeit nicht zugänglich war. Dagegen wird die von Leidy beschriebene *Freia americana* von Stein ohne weiteres zu *Freia ampulla* gezogen. Dieser letztgenannte Forscher erkennt überhaupt nur zwei Arten an, *Freia ampulla* und *Freia elegans*; er führte die erste spezielle Untersuchung dieser Gattung aus und stellte sie in richtiger Erkenntnis der Organisationsverhältnisse nebst den Stentoren end-

gültig zu den Heterotrichen. KENT vermehrte wiederum die Artenzahl, indem er gerechtermaßen die WRIGHT'sche *Folliculina producta*, ungerechtermaßen seine *Foll. stylifer* wieder einsetzt, sowie als neu dazu *Foll. hirundo* und *Foll. boltoni* bescheibt, jene mit schwalbenschwanzähnlichem Peristom, diese mit ungleich großen, gerundeten Lappen und angeblich im Süßwasser vorkommend. Beide wurden seither nicht wieder beobachtet, und letztere ist überhaupt als hierhergehörige Spezies kaum anzuerkennen, stellt wohl vielmehr eine schlecht beobachtete *Vaginicola* dar, der das Gehäuse nach KENT's eigener Angabe völlig gleicht. Dasselbe gilt auch wohl für BARRETT's „gehäusebewohnende Stentoren" des Süßwassers (5, 1870), so daß tatsächlich bis heute ausschließlich marine Funde der Gattung *Folliculina* vorliegen. Für die Priorität dieses LAMARCK'schen Gattungsnamens sprach sich übrigens auch KENT zuerst aus, doch setzte er sich erst allmählich bei den späteren Forschern durch. Lange Zeit wurden jetzt nur die beiden weitest verbreiteten Arten beobachtet, *Foll. amp.* und *Foll. elegans*, die allerdings sehr ungleich häufig sind. Alle Forscher, die überhaupt Folliculinen beobachteten, nennen *Foll. ampulla* in erster Linie, und wenn sie, wie GRIMM, GRUBER, FABRE-DOMERGUE, nur *Foll. elegans* anführen, so kann das auch ebensowohl auf falscher Artbestimmung beruhen, — gerade jene drei beschreiben die gefundenen Exemplare nicht, sondern machen sie nur in der systematischen Aufzählung der von ihnen beobachteten Protozoen namhaft. Sicher unterscheiden lassen sich die beiden Arten nur, wenn man sie nebeneinander zu beobachten Gelegenheit hat. ENTZ hat bei reichlichem Vorkommen von *Foll. ampulla* ein einziges Exemplar von *Foll. elegans* (pelagisch an einem Holzsplitter im Golf von Neapel) angetroffen, und auch ich habe unter Tausenden von Individuen der *Foll. ampulla* nur einmal (im November 1914) ein kleineres, zierlicheres und lebhafteres Exemplar, angeheftet und treibend an einem Algenfädchen, auf einer meiner Glasplatten gefunden, das ich wohl als *Foll. elegans* ansprechen möchte. Der Habitus stimmte mit der Zeichnung von STEIN (Taf. XII Fig. 1) wohl überein, aber leider war das Tier so beweglich, daß es sich nicht zeichnen ließ. Jedenfalls möchte ich die *Foll. elegans*, wenn sie auch selten auftritt, da sie von den verschiedensten Forschern und konstant neben *Foll. ampulla* beobachtet wurde, für eine gesicherte Art halten. Die wiederholt erwähnte MÖBIUS'sche Ansicht, nur die Spezies *Foll. ampulla* anzuerkennen, scheitert übrigens völlig an den ganz neuerdings erfolgten Funden von zweifellos neuen Arten. So hat H. LAACKMANN (74, 1910) auf der Deutschen Südpolarexpedition neben *Foll.*

ampulla eine *Foll. melitta* auf *Sertularella antarctis* und eine *Foll. telesto* auf *Telesto multifera* (auch in Südwest-Australien und Sumatra) gefunden, so beschreibt ferner C. Dons (26, 1912) von der norwegischen Küste gleichfalls diese beiden Arten nebst einer dritten neuen *Foll. spirorbis*. Letztere könnte allerdings wohl mit der Wright'schen *Foll. producta* identisch sein, wenn man die der englischen Infusorienforschung anhaftende ungenaue Beobachtungsweise berücksichtigt; leider wurden nur die Hülsen, nicht auch die Weichkörper von Dons beobachtet.

Nach dem augenblicklichen Stande unseres Wissens sind also folgende Arten der Gattung *Folliculina* anzunehmen: *F. ampulla* Lamarck (Taf. 10 Fig. 1), *F. elegans* Clap.-L. (Taf. 10 Fig. 2), *F. producta* Wright (? = *F. spirorbis* Dons) Taf. 10 Fig. 4, 3), [*F. hirundo* Kent (Taf. 10 Fig. 5)?], *F. melitta* Laackm. (Taf. 10 Fig. 7), *F. telesto* Laackm. (Taf. 10 Fig. 6). Nur die ersten beiden sind aus der Kieler Bucht bekannt geworden; *F. ampulla* ist hier ein recht gemeines Infusor. Schon Meyer und Möbius (92, p. 16) erwähnen es 1865 in der Einleitung zu ihrer „Fauna der Kieler Bucht"; Möbius fand es später (95, 97) bei seinen eingehenden Untersuchungen unserer Förde auf ihre Protozoenfauna in größerer Menge am Pfahlwerk des Hafens und auf den ausgesetzten Glasplatten, auf Seegras und größeren Algen bis zur Region des toten Seegrases, und er verfolgte es nordwärts bis in den kleinen Belt hinein. Ich konstatierte es gleichfalls auf Pfahlwerk und mit Spirorbengehäusen besetztem *Fucus vesiculosus*, jedoch führte ich meine Untersuchungen ausschließlich an den Exemplaren durch, welche meine Glasplatten (aus dem Hafen direkt, wie aus Aquarien) in oft erstaunlicher Menge bevölkerten und sich hierauf enorm rasch vermehrten.

---

2. Die Organisationsverhältnisse.

Folliculina ampulla ist ein biologisch äußerst interessantes Infusor, da es seiner ganzen Organisation nach eine vollendete Anpassung an die festsitzende Lebens- und strudelnde Ernährungsweise darstellt. (Beides ist ja wieder durcheinander bedingt). Es ist eine schützende Hülse ausgebildet, in die sich das in extremster Weise kontraktile Tier völlig zurückziehen kann; andererseits ist ein ausstülpbarer Strudelapparat vorhanden mit mächtigen, eiförmigen, lanzettlichen, langen oder kurzgerundeten Peristomflügeln, deren wirbelnd bewegter Wimperbesatz das Wasser

der Umgebung zu heftigen Strömungen veranlaßt, und die davon ergriffenen Nahrungsteilchen in den trichterförmigen Schlund hinein befördert. Dabei bleibt *Folliculina* ihrer gesamten Organisation nach eine echte Stentorine und läßt sich von der nahe verwandten Gattung *Stentor* entwicklungsgeschichtlich ohne Schwierigkeiten ableiten.

Schon bei *Climacostomum* gibt sich die Tendenz der Peristomfläche zu erkennen, sich allmählich als eine Art Stirnfläche senkrecht zur Körperachse einzustellen und gleichzeitig in eine Breitenentwicklung einzutreten. Bei der Gattung *Stentor* ist das ja typisch ausgebildet, wobei zugleich die adorale Zone sich zu einem vollständigen Schraubenumlauf verlängert. Die primitive Art *Stentor auricula* (Kent) Gruber scheint in ihrer Organisation überzuleiten zur Gattung *Folliculina*, indem hier nämlich die Mundregion des Peristoms auf der Bauchseite etwas nach rückwärts verlagert ist, so daß nicht die gesamte Peristomfläche zur typischen Stirnfläche wird, sondern der vordere Teil des Infusors weit geöffnet erscheint wie eine Trompete, und sein Rand ventralwärts tiefgespalten ist. (S. Taf. 10 Fig. 8, 9, u. vgl. Bütschli 14 III. p. 1239, Gruber 61 p. 513, Daday 22 p. 492.) Indem nun das Peristom bei *Folliculina* nach rechts und links ungemein in die Breite auswächst, entstehen zwei große Peristomflügel, und da diese zugleich auch etwas nach vorn gerichtet sind, vertieft sich die Peristomfläche trichterförmig. Auf der Bauchseite sind sie am tiefsten gespalten (Taf. 10 Fig. 1). Die adorale Wimperspirale verläuft bei *Folliculina* im wesentlichen wie bei *Stentor:* das aborale Ende beginnt an der ventralen Basis des rechten Flügels (Peristomeck), und die Zone umzieht von dort aus den ganzen Peristomrand, um sich mit dem oralen Ende in Mund und Schlund tief einzusenken. Möbius' Angabe, daß sich auch das aborale Ende der Spirale durch den Schlund fortsetze, somit also unter entgegengesetztem Schraubenverlauf das orale kreuze (95, Fig. 1), stimmt (wie schon Bütschli hervorhebt) weder mit den Angaben früherer Beobachter überein, noch ließe sich dafür bei anderen Ciliaten irgendeine Analogie auffinden. Allerdings ist zuzugeben, daß der Verlauf der Wimperspirale im Schlunde des lebenden Tieres sehr schwierig, gar nicht am kontrahierten Tiere im Präparat, zu beobachten ist. Aber wenn ein Blick von oben in den Peristomtrichter gelingt, ist mühelos das Peristomeck festzustellen (Taf. 10 Fig. 12). Übrigens läßt sich der hier angestellte Versuch einer phylogenetischen Ableitung der *Folliculina* von *Stentor* ontogenetisch bestätigen. Mir ist es vergönnt gewesen, die

Teilung des Flaschentierchens wiederholt restlos verfolgen zu können und dabei die Peristombildung der jungen Teilsprößlinge zu beobachten, wobei sich die adorale Spirale zunächst in genau derselben Weise anlegt, wie sie bei den Stentoren (besonders den primitiven Arten, z. B. *Stentor Roeselii*), zeitlebens erhalten bleibt. Die Spaltung in die beiden Peristomflügel erfolgt erst sekundär (vgl. Taf. 11 Fig. 24—26).

a) Die Hülse.

Das Gehäuse der Kieler Exemplare von *Folliculina ampulla* erreicht nach Möbius eine Länge von 400—500 μ und einen Durchmesser von 100 μ. Ich habe nur selten solche über 200 μ Länge gefunden, was sich aber wohl daraus erklärt, daß ich immer relativ junge Individuen vor mir hatte, deren Alter die wenigen Wochen, während der meine Glasplatten im Seewasser gehangen hatten, nicht überschritten haben konnte. Nur freischwimmende gehäuselose Teilsprößlinge waren überhaupt imstande, die Platten zu besiedeln; die Hülsen sind seit dem Augenblick ihrer Ausscheidung durch den Körper mit der Unterlage fest verwachsen, freibewegliche behülste Individuen gibt es nach den bisherigen Erfahrungen nicht, darauf komme ich zurück.

Die Folliculinenhülsen bestehen aus einem erweiterten Bauch, der mit der ganzen Länge der Unterlage aufgewachsen ist (bei *Foll. telesto* und *melitta* nur mit dem Hinterende), und einem mehr oder minder langen Hals, der im allgemeinen von der Ansatzfläche schräg abgewendet ist, so daß das sich hervorstreckende Tier seinen Strudelapparat im freien Wasser spielen lassen kann. Der Bauch der Hülse ist länglich, bei *Foll. ampulla* hinten abgerundet, bei *Foll. elegans* zugespitzt. Der Hals ist röhrenförmig und hat eine kreisrunde Mündung; bei den beiden ebengenannten Arten bleibt er relativ kurz. Von manchen Forschern sind mehrhalsige Hülsen (Möbius 95, Fig. 6, 7), Verschlußapparate (Clap.-L. 19, Taf. X Fig. 2, 3) oder Gliederungen und Spiralverdickungen des Halses (Stein 140, Taf. XI Fig. 3, 6, 7) auch bei diesen Arten beschrieben, die ich an meinen Exemplaren niemals auffand. Das Möbius'sche Doppelhalsphänomen möchte ich auf eine optische Täuschung, bewirkt durch die oft ziemlich scharfe Aufwärtsknickung des Halses, zurückführen (vgl. Taf. 11 Fig. 13); auch die Claparède'schen „Verschlußapparate“ könnten dann hierauf zu beziehen sein, ohne daß die Möglichkeit einer lokalen Ausbildung derselben ohne weiteres von der Hand zu weisen wäre. Die Halsverlängerung und Ausbildung einer stützen-

den spiraligen Verdickungsleiste ist wohl gleichfalls auf lokale Anpassung zurückzuführen, hat doch STEIN häufig solche Formen in Membraniporenzellen gefunden. DONS (26) hat übrigens die Gehäusevariation der *Folliculina ampulla* u. a. Arten zum besonderen Gegenstand seiner Untersuchungen gemacht. Da sie durch Einwirkung äußerer Faktoren bedingt wird, und auf meinen Glasplatten stets verhältnismäßig einförmige Lebensbedingungen herrschten, ich ja auch, wie gesagt, keine sehr alten Individuen untersuchte, ist es wohl kaum verwunderlich, wenn ich solche Variationen nicht vor Augen bekommen habe. Die Umrisse der Hülsen waren natürlich im einzelnen trotzdem recht verschieden, was ja auch aus meinen Figuren hervorgeht; der Mündungsrand war meist glatt, seltener umgebogen, einige Male gar schirmförmig verbreitert (Taf. 10 Fig. 1).

Die Gehäuse der Folliculinen sind membranöse Sekretionsgebilde aus chitinartiger Substanz, wie sie sich sonst nur noch bei Cothurnien, Vaginicolen und Tintinnen finden. (Dagegen besitzt die Gattung *Tintinnidium* ebenso wie einige Arten der mit *Folliculina* doch so nahe verwandten Gattung *Stentor* gallertige Gehäuse.) WRIGHT gab an, daß die Gehäusewand — speziell an der Mündungsröhre — aus drei Schichten bestehe, einer dicken mittleren und je einer dünnen äußeren und inneren; erstere hält er allein für chitinös und deutet die beiden anderen in sicher irriger Weise als „Sarkode". BÜTSCHLI (p. 1553) vermutet hier ähnliche Verhältnisse wie bei vielen Tintinnengehäusen, deren Wände aus zwei Lamellen bestehen, die durch senkrecht zwischen ihnen ausgespannte zarte Membranen miteinander verbunden sind. Von einem derartigen polygonalen Fachwerk konnte ich jedoch selbst mit der schärfsten Vergrößerung nichts bemerken. Es liegen auch sonst keinerlei Untersuchungen über die Gehäusestruktur vor, selbst DONS, der sich ganz besonders mit den Hülsenformen beschäftigte, läßt sich hierauf nicht ein. Das Gehäuse ist an sich farblos bis meergrün und bläulich, seltener gelblich getönt, und paßt sich durchweg der Farbe des Bewohners an, was BÜTSCHLI (p. 1476, 1557) zu der Annahme führte, daß die Pigmentkörnchen des Ectoplasmas vielleicht an der Hülsenbildung beteiligt seien. Dem ist jedoch entgegenzuhalten, daß bei jugendlichen Individuen die zuerst abgeschiedene Hülse stets farblos ist, während jene selbst gerade intensiver gefärbt erscheinen als die in den alten Gehäusen zurückgebliebenen Teilsprößlinge. Mit zunehmendem Alter werden die Individuen heller, was nun sehr wohl durch Abgabe von Pigment

an die Hülsensubstanz zu erklären ist; diese erfolgt aber jedenfalls erst sekundär. Auf die Gehäuseabscheidung der sich festsetzenden freien Teilsprößlinge komme ich später bei Verfolg des Teilungsvorganges zurück, — sie erfolgt spontan und gleichzeitig auf der ganzen Körperoberfläche mit Ausnahme des Halses.

Die Frage, ob das Gehäuse, das später dem auswachsenden Tiere zu eng wird, sich noch vergrößern könne, wurde bisher glatt verneint, doch muß die Möglichkeit nicht nur prinzipiell zugegeben, sondern sogar als wahrscheinlich bezeichnet werden, denn nicht nur ließen sich sonst die Größenunterschiede in den Hülsen „erwachsener" Tiere, auf die ich eingangs schon hinwies, nicht erklären, vielmehr kann man auch durch Beobachtungen in der feuchten Kammer, in die errante Teilsprößlinge hineinversetzt werden, direkt feststellen, daß die um junge Tiere zuerst ausgeschiedenen Hülsen sich bei deren Wachstum allmählich weiten. Stein nahm seinerzeit an (p. 278), daß die Folliculinen beim Engewerden ihrer Hülsen diese verließen, um an einer anderen Stelle sich neue Behausungen größerer Proportionen anzulegen. Der zeitweise Übergang erwachsener Individuen in den freilebenden Zustand ist jedoch bisher niemals erwiesen, wie auch ich ihn bei meinen Tieren in keinem Falle zu beobachten vermochte. Alle Literaturangaben über errante ausgewachsene Folliculinen haben sich bisher immer noch als Irrtum herausgestellt. Unter anderen wurde auch der oben schon genannte *Stentor auricula* Kent's von Bütschli (14 III, p. 1728) sowie Hamburger und Buddenbrock (67, p. 72) dafür angesehen. Ein Hülsenwachstum durch spätere Einlagerung von Schalensubstanz ist jedoch sehr wohl denkbar. Übrigens gibt Stein (p. 278) ein allmähliches Auswachsen des Halses zu, indem die Tierchen hieran gewissermaßen mit den Peristomflügeln bauen, deren Außenfläche die Schalensubstanz sezernieren soll. Er beobachtete nämlich, daß die Individuen häufig längere Zeit weit ausgestreckt verharren, „wobei die Peristomflügel gerade die Mündung des Halses ausfüllen und hier wie ein Paar aufeinandergelegter Hände bald nach rechts, bald nach links an der inneren Seite der Mündung herumgedreht werden" . . .

Was die Hülsensubstanz anbetrifft, so wurde oben schon ihre chitinartige Beschaffenheit vermerkt. Möbius vermochte sie in kochender Kalilauge nicht aufzulösen, jedoch konnte ich sie mit konzentrierter Schwefelsäure leicht zerstören. Möbius gibt ihre Färbbarkeit mit Safranin, Dahlia und Methylgrün an, dagegen hat sie sich auf meinen Dauerpräparaten mit Pikro- und Boraxkarmin

nicht gerötet, vielmehr wird sie in Nelkenöl und Canadabalsam so durchsichtig, daß ihre Konturen oft nur noch mit Mühe erkennbar sind. Von den Vitalfarbstoffen tingiert Methylenblau sie sehr leicht, das auch am besten in den Weichkörper eindringt; Neutralrot wirkt erst nach längerer Zeit in relativ starker Lösung, dabei die Tiere selbst offenbar schädigend. Bismarckbraun hat keinerlei Einfluß.

b) Der Weichkörper.

In dem Gehäuse steckt ein in extremster Weise kontraktiler Weichkörper, an seinem hinteren Ende von Anbeginn seiner Ausscheidung an damit verwachsen, wie sich an den bei Drehungen des Tieres auftretenden Spiralfalten der hinteren Körperpartie mühelos erkennen läßt. Ich erwähnte schon früher einleitender Weise, mit welchen Schwierigkeiten eine genaue Untersuchung des Weichkörpers zu kämpfen hat. Claparède und Lachmann (19) waren die ersten, welche eine brauchbare, nicht auf die Hülse allein gegründete Definition der Gattung *Folliculina* zu geben vermochten. Diese lautet in freier Übersetzung etwa folgendermaßen: „Die Mundspirale wird von einer häutigen, zweilappigen und zu einem trichterförmigen Becher vertieften Ausbreitung des vorderen Körperendes getragen; beide Lappen sind auf der Bauchseite durch einen tieferen Ausschnitt getrennt als auf der Rückenseite. Die Mundspirale umsäumt die innere Seite des Randes der Ausbreitung, beginnt auf der Bauchseite des rechten Lappens (!), setzt sich über die Rückenseite zum linken Lappen fort, an dem sie wieder zu jener zurückkehrt, und steigt dann in die Tiefe des Bechers (calice infundibuliforme), etwas mehr als einen Umgang beschreibend, zum Munde hinab, welcher in einen kurzen, total bewimperten Schlund führt.“ Stein (140) drang dann weiter in die Einzelheiten der Organisation ein; seine Ergebnisse wurden grundlegend für die folgenden Untersuchungen, deren Ergebnisse später durch Möbius (95) verarbeitet und ergänzt wurden. Auf Grund meiner Beobachtungen ergeben sich jedoch weitere beträchtliche Modifikationen.

Für das Verständnis der gesamten Körperorganisation ausschlaggebend sind die Peristomverhältnisse, deren Schilderung daher stets voranstehen muß. Durch die eingangs versuchte entwicklungsgeschichtliche Ableitung der Folliculinen von den Stentoren und die eben wiedergegebene Definition Claparède und Lachmann's, sowie durch meine Abbildungen Taf. 10 Fig. 1, 12, ist bereits eine Orientierung in großen Zügen erfolgt. Das von Möbius (93, 95) aufgerollte Problem besteht in der endgültigen Feststellung des

Verlaufs der adoralen Wimperspirale und der von ihm beobachteten eigentümlichen Schlunddifferenzierung. Was den ersten Punkt anbetrifft, so habe ich schon oben (S. 149) darauf hingewiesen, daß seine Ansicht über die Fortsetzung beider Spiralenenden in den Schlund hinein (Taf. 10 Fig. 10) der theoretischen — phylo- und ontogenetischen — Betrachtung nicht Stand hält, aber auch durch die tatsächliche Beobachtung zu widerlegen ist (Taf. 10 Fig. 11). Das aborale Ende der Spirale beginnt tatsächlich, wie bei den Stentoren, an dem Peristomeck, das häufig recht deutlich erkennbar ist (Taf. 10 Fig. 12). Um so schwieriger aber ist die genaue Verfolgung des in den Schlund sich einsenkenden oralen Endes. Ich glaube die Lösung des Problems darin gefunden zu haben, daß dieses Ende nochmals einen spiraligen, und zwar ziemlich steilen, Umlauf beschreibt, daher im mikroskopischen Bilde eine Wimperschlinge sich dem Auge darbietet, die eben Möbius falsch gedeutet hat. Ich habe sie schematisiert auf Taf. 10 Fig. 11 dargestellt; ihre Einheitlichkeit läßt sich durch Verfolgen der ganzen Spirale vom Peristomeck bis zum Munde unter fortgesetztem Wechsel der mikroskopischen Einstellung deutlich feststellen. Möbius hat jedenfalls richtig erkannt, daß die früheren Abbildungen des oralen Endes, das bald in flacher Spiralwindung, bald ganz gerade gestreckt verlaufen sollte, den Tatsachen nicht entsprechen und mehr auf Vermutung, als auf wirklicher Beobachtung beruhen. Übrigens ist der Ausdruck, die Wimperspirale „senke sich mit dem oralen Ende tief in den Schlund ein“, den auch ich bisher der Anschaulichkeit halber gebrauchte, nicht berechtigt, da dann ja der Mund am Grunde des Schlundes läge und nicht seinen Anfang bildete. Die adorale Spirale ist und bleibt in allen Fällen auf das Peristom beschränkt und nimmt ihren Weg zum Munde hin, daher muß der ganze Trichter bis an das letzte innerste Ende der Spirale als zum Peristom gehörig angesehen werden, wie sich das aus der phylogenetischen Ableitung der Folliculinen von den Stentoren auch ohne weiteres ergibt. Am Grunde dieses Trichters liegt der Mund, der nun in einen kurzen echten Schlund hineinführt, ebenso der After, der sich mit einem kleinen Kanal seitlich nach der Basis des linken Peristomlappens hin öffnet (Taf. 10 Fig. 1 bei a). So muß man denn den genannten Trichter statt als „Schlund“ vielmehr als ein Homologon des „Vestibulums“ der Vorticellinen auffassen. Bütschli (14), der diese Überlegung nicht angestellt hat, sondern die verschiedenen Schlundbegriffe fortwährend vertauscht, tut aber merkwürdigerweise ein Übriges (p. 1360): er bezieht nämlich die von Möbius für *Folliculina ampulla* angegebene

Schlunddifferenzierung in „Mundhöhle“ und „Pharynx“ auf die bei Vorticellinen angetroffenen Verhältnisse. Und damit sind wir bei dem zweiten Problem angelangt.

Möbius (95, p. 7) kommt auf Grund seiner Beobachtungen der Nahrungsaufnahme, die er durch Indigo- und Karminfütterungen verdeutlichte, zu der Annahme einer Mundhöhle mit muskulöser Wandung und eines kontraktilen Pharynx. (Er sagt „Schlund“, doch möchte ich bei der allgemeinen Verwirrung diese Bezeichnung hier vermeiden.) Jene ist durch eine Einschnürung von dem Trichtergrunde abgesetzt und hier durch eine halbmondförmige Klappe geschlossen, die beim Einstrudeln von Nahrungsteilchen zuweilen in die Mundhöhle hineinschlägt; der kegelförmige Pharynx umfaßt mit seinem Vorderrand den dünnen Hintersaum der Mundhöhlenwand. Ich habe wiederholt an günstigen Objekten stundenlang die Nahrungsaufnahme verfolgt, aber eine derartige Schlunddifferenzierung nicht festzustellen vermocht. Wohl ist der Pharynx vorhanden und typisch längs gestreift, vielleicht eine langgestreckte Höhlung im (eingesenkten Ecto-?) Plasma darstellend und kein eigentliches Rohr, denn eine vom Körperplasma abgesetzte Wandung habe ich, ebenso wie Möbius, vergeblich gesucht. Aber die Mundhöhle scheint mir tatsächlich nicht vorhanden, sondern nur vorgetäuscht zu sein durch die im vorderen Teil des Pharynx um die hereingestrudelten Nahrungsteilchen gebildete Nahrungsvacuole. Der Pharynx ist an seinem Beginn zunächst sackförmig erweitert, vermag aber sich langsam zu kontrahieren und die gefüllte Nahrungsvacuole durch fortschreitende Verengung nach abwärts und ins Entoplasma hineinzu drücken. Das kann einfach durch Kontraktion des den Pharynx umgebenden (Ecto-?) Plasmas erfolgen, ohne daß dafür besondere „muskulöse Wandungen“ angenommen zu werden brauchen. Die „halbmondförmige Verschlußklappe“ des Mundes, von der Möbius berichtet, stellt gleichfalls eine Täuschung dar, der er auch in anderen analogen Fällen (97: *Porpostoma notatum, Euplotes harpa*) wiederholt erlegen ist; es handelt sich um die letzten Membranellen der hier auslaufenden adoralen Wimperspirale, die beim Hereinstrudeln der Nahrungsteilchen in den Schlund hineinschlagen.

Es möge nun einmal der gesamte Verlauf der Nahrungsaufnahme und Verdauung, wie er sich bei gleichzeitig angewandter Vitalfärbung darzustellen pflegt, verfolgt werden.[1]) Die

[1]) Die Lebendfärbung nahm ich in kleinen Aquarienstandgläsern vor, in denen ich auch die „Plattenkulturen“ zwischen den einzelnen Untersuchungen an Korken

Nahrungspartikelchen (Bakterien und kleine Protisten, Diatomeen, Algen- und Detritusteilchen) werden in der rinnenförmigen Vertiefung zwischen den Peristomlappen nach dem Trichtergrunde hinunter zum Mund bewegt, immer getrieben durch die Membranellen der Wimperspirale (Taf. 10 Fig. 11, 12). Unmittelbar jenseits des Mundes, im vorderen Teil des Pharynx, formt sich das zugleich mit eingeführte Seewasser, das hier auf die zähflüssige Substanz des Entoplasmas stößt, zu einem Tropfen, in dem die sich fortgesetzt vermehrenden Nahrungspartikelchen heftig hin und her geschleudert werden. Wenn die Vacuole ein bestimmtes Volumen erreicht hat löst sie sich von der Mundöffnung, mit der sie bisher in Kommunikation stand, los und wird durch die oben erwähnten peristaltischen Schlundbewegungen allmählich in das Körperinnere hineingedrückt. Sie bewegt sich meist zuerst zum Hinterende, dann wieder nach vorn, bisweilen bis in die Peristomlappen hinauf, und beginnt einen langsamen Kreislauf im Entoplasma, der wohl zu dem langen perlschnurförmigen Hauptkern in Beziehung steht und entsprechend dessen Lage eine stets verschiedene Bahn aufweist. Sobald die Nahrungsvacuole in ihren Kreislauf eingetreten ist, beginnt auch der Vitalfarbstoff zu wirken: Neutralrot färbt den ganzen Inhalt erst schwach diffus, später stark dunkelrot; Methylenblau tingiert nur die festen, allmählich sich zusammenbackenden, Inhaltsbestandteile. Überhaupt werden die Nahrungsvacuolen während ihrer „Wanderzeit" kleiner und kompakter, enthalten schließlich nur noch Fäzes, die dann zum After hinausbefördert werden, der für gewöhnlich mitsamt dem „enddarmartigen Fäkalkanal" unsichtbar ist. Sofort beim Austritt erfolgt eine Zerstäubung der unverdaulichen Reste im umgebenden Wasser (Taf. 10 Fig. 1); niemals sah ich solche kompakten Fäkalkugeln ausgeworfen werden, wie sie Möbius (95) in seiner Figur I zeichnet. Die Verarbeitung der aufgenommenen Nahrung erfolgt ziemlich rasch, selten findet man eine so große Zahl von Nahrungsvacuolen im Körperinnern, wie sie Möbius in der eben genannten Figur wiedergibt. Dagegen läßt sich das Vorhandensein von in der Verdauung befindlichen Stoffen auch ohne sichtbare Vacuolen mit Hilfe der Lebendfärbung leicht nachweisen: „vollgefressene" Individuen färben sich mit Neutralrot in größeren Partien des Entoplasmas rot, andere reagieren gar nicht darauf. Wie schon erwähnt,

hängend aufbewahrte. Die Farbstofflösungen (Neutralrot, Methylenblau, Bismarckbraun, Hämatoxylin usw) stellte ich mir mit destilliertem Wasser in der Konzentration 1:200 her. Hiervon wurden dann 10—15 Tropfen auf 400 ccm Seewasser gegeben, die jene kleinen Aquarien gerade füllten.



sind die Folliculinen gegen die Schädigungen durch die Vitalfarbstoffe äußerst emfindlich; ich habe gefärbte Individuen selten ausgestreckt gefunden, sie bleiben meist kontrahiert in ihrer Hülse, gehen auch oft vollständig zugrunde, wenn viele andere Protozoen auf denselben Platten noch keinerlei Beeinträchtigungen in ihren Lebensfunktionen erkennen lassen. Die Folliculinen leben auch nur in völlig reinem Seewasser; sobald es mehrere Tage undurchlüftet steht, sterben sie ab, wobei der Weichkörper meist gänzlich zerfällt, so daß nur die leeren Hülsen übrigbleiben.[1])

Von den übrigen Organisationsverhältnissen des Weichkörpers sei zunächst die Bewimperung betrachtet. Die Folliculinen sind heterotriche Ciliaten, d. h. außer der adoralen Membranellenspirale hat sich noch ein allseitiges Wimperkleid erhalten, dessen Cilien allerdings recht kurz bleiben. Was die Spiralenbewimperung anbetrifft, so ist es eine allgemein begründete empirische Tatsache (Bütschli 14, III, p. 1333), daß die adorale Zone aller hetero- (hypo- und oligo-) tricher Cilaten aus Membranellen besteht, deren feinerer Bau neuerlich durch H. Nic. Maier (86) beschrieben worden ist. Bei *Folliculina* gibt sich der Membranellenbesatz des schmalen adoralen Zonenbandes durch eine feine etwas schief gerichtete Querfurchung zu erkennen, die schon Stein beobachtete, während jedoch nach ihm (140, p. 282) „die langen dünnborstigen, dicht hintereinanderstehenden adoralen Wimpern“ dem inneren Rande dieses gestreiften Bandes eingefügt sein sollten. Daß es sich tatsächlich um Membranellen handelt, zeigt ihre willkürliche Bewegung durch das Tier, die zeitweise Ruhe von Ciliengruppen (die Möbius in seiner Figur 1 nicht gerade glücklich wiedergibt), besonders auch ihre Form in noch unentfaltetem Zustande beim Heraustreten der Peristomlappen aus der Hülse. Möbius (93, 95) erkennt bei *Folliculina*, wie auch bei anderen hetero- und hypotrichen Infusorien der Kieler Bucht, eine membranellenartige Cilienverbindung nicht an, sondern will sie ersetzt wissen durch „Pektinellen“ oder Wimperkämmchen. Ich kann nur auf die schon von Bütschli (p. 1340) erfolgte Widerlegung verweisen. Übrigens zeigt Möbius auch eine merkwürdige Inkonsequenz, da er zugleich (95, p. 7) am Innenrande des „Pektinellensaumes“ auf den Peristomlappen einen zweiten Saum von äußerst kleinen, (schwierig sichtbaren), viereckigen „Flimmerläppchen“ ent-

[1]) In vielen Hülsen fand ich noch einen Rest des Weichkörpers, doch bei weitem nicht in allen, so daß die Annahme einer durch die Verschlechterung der Lebensverhältnisse bedingten Auswanderung auch wohl im Bereiche der Möglichkeit liegt. Beobachtet habe ich diese (wie oben S. 152 schon bemerkt) jedoch niemals.

deckte (Fig 1, 9) — hier drückt er den Begriff der Membranellen nur durch ein deutsches Wort aus. Interessant ist die Analogie, die dieser innere Membranellensaum bei dem oft erwähnten *Stentor auricula*, dem phylogenetischen Vermittlungsglied zwischen *Folliculina* und den typischen Stentoren, findet: Daday (22, p. 493) beschreibt hier im Peristomraum unterhalb der Basis der Membranellen eine feine zusammenhängende Membran, die im Bilde als ein heller Ring erscheint (vgl. meine Tafel 10 Fig. 9). Er möchte darauf auch den von Claparède und Lachmann (19, p. 225) bei *Stentor Roeselii* als „Wassergefäßsystem“ beschriebenen „Ringkanal“ beziehen. Bütschli (14, III, p. 1383) vermutet ferner eine genetische Beziehung zu den sogenannten „paroralen Cilien“ gewisser Hypotrichen, deren Peristombewimperung ja eine recht komplizierte ist. Wie schon erwähnt, ist die gesamte Körperoberfläche der *Folliculina* — und zwar einschließlich des Peristoms — mit feinen Wimpern besetzt. Durch die reihenweise Anordnung derselben kommt eine feine Ectoplasmastreifung zustande, die auf der Körperoberfläche längs, auf der Peristomfläche radiär zum Munde hin gerichtet ist (Tafel 10 Fig. 1, 12). Eine Peristombewimperung kommt übrigens unter allen Heterotrichen nur den Stentorinen zu, als deren Angehörige sich *Folliculina* auch in dieser Beziehung als typisch erweist. Der seitliche Abstand der Cilienfurchen auf der Körperoberfläche beträgt nach Möbius' Messungen etwa 2 μ, er nimmt natürlich zu bei der Kontraktion, ab bei der völligen Ausstreckung der Tieres. An die Cilienreihen gebunden ist die Pigmentierung des Ectoplasmas: meist bläulichgrün, zuweilen ins Grüngelbe spielend, selten blauschwarz („*Lagotia atropurpurea*“) oder farblos („*Lagotia hyalina*“). Noch Wright gab für die Folliculinen eine diffuse Plasmafärbung an, während schon Stein erkannte, daß die Farbe in Wirklichkeit an feinste Körnchen „der im Rindenparenchym entwickelten Längsstreifen“ gebunden ist. Das Pigment bei Protozoen ist nach der heutigen Auffassung überhaupt allgemein als ein granuläres anzusehen. Die Farbkörnchen liegen nach Möbius nicht in der äußersten Plasmaschicht direkt, sondern unter einer „dünnen Plasmahaut“, die eben den Cilienbesatz trägt. Man erhält den Eindruck, als seien die Farbstoffkörnchen die Basalkörper der Cilien. Übrigens wird das Pigment bei der Konservierung der Tiere mit Flemming-schem Gemisch (wohl infolge Einwirkung der Osmiumsäure) zerstört, bei Verwendung von Pikrinessigsäure dagegen besser erhalten. Eine analoge und gleichfarbene Streifenpigmentierung findet man auch bei *Stentor coeruleus* und *multiformis*, aber merkwürdigerweise er-

scheint hier bei der häufig ungleichförmigen Verteilung des Pigmentes stets das Peristomfeld und die anschließende Körperregion, bei *Folliculina* dagegen gerade entgegengesetzt der Hinterleib, intensiver gefärbt. Nur bei jungen Sprößlingen in der Phase der Peristombildung verhält sich *Folliculina* wie die Stentoren. Erwähnt sei schließlich noch die Beziehung der Körperlängsstreifung zu der Richtung der überaus energischen Kontraktionen. Da bei den verwandten Stentoren (zuerst durch ENGELMANN 33, 1875) zwischen den Cilienreihen, als hellere Streifen erscheinend, kontraktile Fibrillen — sogenannte Myoneme — nachgewiesen sind, und da gerade die Folliculinen ihre Kontraktilität ins Extrem ausgebildet haben, liegt genügend Grund vor, auch ihnen solche Plasmadifferenzierung zuzuschreiben; tatsächlich festgestellt könnten sie wohl nur durch eine Spezialuntersuchung werden.

Das Entoplasma der Folliculinen ist noch weniger konsistent, noch leichter verletzlich und zerfließlich als das der Stentoren, so daß ein schützendes Gehäuse notwendig erscheint. Es ist gleichmäßig fein granuliert und enthält außer den Nahrungsvacuolen kaum nennenswerte Einschlüsse. Am gefärbten Präparat läßt es eine lockere, schaumige Beschaffenheit erkennen.

Von allen Voruntersuchern wurde nach einer kontraktilen Vacuole geforscht. CLAPARÈDE und LACHMANN zeichnen sie inmitten des Rumpfes, neben dem kugeligen Kern, als einfaches rundes Bläschen (19, Taf. X Fig. 1, 6); KENT verlegt sie ans Hinterende (72, Taf. XXIX Fig. 38). STEIN fügt gar noch einen Kranz von Bildungsvacuolen hinzu (140, Taf. X Fig. 1); MÖBIUS spricht von „undeutlich geschlängelten lichten Linien“ im Hinterkörper, die er allerdings nicht als Vacuolen zu deuten wagt. Gerade er, der zuerst die Perlschnurform des Kernes richtig erkannte, hätte sich eigentlich vor diesem Irrtum bewahren können, denn der Kern ist es, der in dieser Weise hell durchscheint, und zwar um so deutlicher, je intensiver die Pigmentierung des Tieres ist, — daher ist er an jungen Teilsprößlingen besonders deutlich zu erkennen. Eine kontraktile Vacuole ist tatsächlich nicht vorhanden (wenn man sie auch den Meeresprotozoen nicht etwa prinzipiell absprechen darf).[1]) Alle früheren Angaben über kontraktile Vacuolen bei Folliculinen scheinen mir weniger der tatsächlichen Beobachtung, als vielmehr dem guten Willen entsprungen zu sein. Soviele Individuen wie ich konnte vor mir kein anderer Forscher untersuchen, — und ich habe niemals eine solche gefunden.

---

[1]) Vgl. meine Dissertation p. 20ff.

Was die Kernverhältnisse der Folliculinen anbetrifft, so ist es auffällig, daß alle Untersucher vor und nach Möbius einen einfachen, kugelförmigen großen Kern beschreiben und zeichnen, während der Macronucleus in Wahrheit normalerweise perlschnurförmig ist, — wenigstens gilt das für *Folliculina ampulla*, da ich es an den anderen Arten ja nicht nachprüfen konnte. Allerdings ist der Kern, wie Möbius ganz richtig bemerkt, ohne Anwendung von Reagentien und Farbstoffen nicht näher zu studieren, und auf die dem entgegenstehenden Schwierigkeiten habe ich eingangs schon hingewiesen. Ich konnte nun auf einer großen Anzahl von Präparaten die Kernverhältnisse genauer untersuchen und fand interessanterweise alle Übergänge in der Gliederzahl von der langen Perlschnur bis zur einfachen Kugel, — aber jene stellt den normalen ruhenden Kernzustand dar, wie er auch vorwiegend angetroffen wurde, diese steht in bestimmter Beziehung zur Teilung (vgl. Taf. 11 Fig. 13—15). Laackmann (74), der bei seinen antarktischen Formen von *Folliculina ampulla* gleichfalls große kugelige Kerne konstatiert hat, spricht die Vermutung aus, die von Möbius (95) gefundene Perlschnurform sei möglicherweise ein Fortpflanzungsstadium. Aber schon die Analogie der Stentoren und Spirostomen, deren rosenkranzförmige Kerne vor dem Beginn der Teilung sich kugelig konzentrieren, dann erst sich bandförmig wieder ausstrecken und in dieser Gestalt durchteilen, hätte eigentlich von vornherein der gegenteiligen Ansicht Raum geben müssen. Und so ist es denn in der Tat: auch bei *Folliculina ampulla* ist ein einfacher kugeliger Macronucleus stets ein Produkt der Kernkonzentrierung, die einen Teilungsvorgang einleitet; die Kerndurchschnürung erfolgt gleichfalls nach einer bandförmigen Streckung (Taf. 11 Fig. 16, 20). Es ist beachtenswert, daß Möbius über die Kernverhältnisse bei der Teilung nichts aussagt, worauf ich im nächsten Kapitel bei Besprechung seiner falschen Resultate noch zurückkommen muß. Recht merkwürdig ist die Übereinstimmung der übrigen Untersucher von Folliculinen in der Angabe eines einfachen Kerns, aber die älteren Forscher wie Claparède-Lachmann und Stein haben ihn wohl gar nicht beobachtet, sondern nach Gutdünken in dieser Gestalt angenommen, und die neueren Forscher wie Dons und Laackmann konnten an ihrem konservierten Spiritusmaterial kaum noch erfolgreiche Kernstudien treiben, — und daß sie lauter Tiere untersuchten, die sich auf ihre Teilung vorbereiteten, ist doch nicht anzunehmen. Vielleicht aber verhalten sich andere Folliculinenarten anders, bietet doch gerade die verwandte Gattung *Stentor* ein Beispiel für die mannigfaltigen Kerngestalten bei den

verschiedenen Arten. Übrigens muß ich betonen, daß ich Kernschnüre mit so vielen Gliedern, wie Möbius sie zeichnet (95, Fig. 11 bis 14), niemals gefunden habe. Die Verbindungsfäden der einzelnen Glieder, die er in seinen Abbildungen auch wiedergibt, tingieren sich bei der sog. „spezifischen Kernfärbung“ nicht. Meine Figuren, die direkt nach den Präparaten mittels des Abbe'schen Zeichenapparates aufgenommen sind, zeigen, wie die einzelnen Glieder zusammenhanglos nebeneinander zu liegen scheinen. Die Tatsache der Kernkonzentrierung aber beweist ihre Verbindung untereinander. Stein, der 1859 bei Oxytrichinen zuerst den Vorgang der Kernverschmelzung vor der Teilung beobachtete, hielt hier die einzelnen Kernglieder noch für isolierte Kerne, bis Balbiani (2) ein Jahr später die Verbindungsfäden auffand und nachwies, daß die Erscheinung der Kernkonzentration allgemein allen verlängerten Macronuclei zukommt, aber auch auf durchaus einheitliche Kerne mit zusammenhängenden Gliedern beschränkt ist, dagegen niemals bei wirklich multinucleären Ciliaten sich findet. Die Verbindungsfäden der einzelnen Glieder werden oft (wie auch bei *Folliculina ampulla*) nur von der Kernmembran gebildet und tingieren sich dann mit den Kernfarbstoffen meist nicht; das ist jedoch der Fall, wenn an der Bildung der dann relativ kurzen und dicken Fäden auch der Kerninhalt sich beteiligt. Möbius hat mit einer Winkel'schen Öltauchlinse an Pikrokarminpräparaten in der schwach geröteten Grundmasse der runden Kernteile querlaufende Reihen starkgeröteter (Chromatin-?) Körner gefunden. In einigen Fällen habe ich Micronuclei feststellen können (Taf. 11 Fig. 13), die sich nur sehr schwach mit den von mir verwandten Kernfarbstoffen (Pikro- und Boraxkarmin) färben und zumal bei ihrer Kleinheit nur selten zu erkennen sind. Über ihre Anzahl und Lagerung vermag ich jedoch nichts auszusagen, da sie ja zum Teil unerkennbar oder von den Gliedern des Hauptkerns überdeckt sein können, und sich außerdem natürlich bei der Kontraktion des konservierten Tieres durcheinander geschoben haben. In dem abgebildeten, besonders deutlichen, Fall waren 5 Micronuclei neben einem sechsgliedrigen Macronucleus vorhanden, so daß zu vermuten ist, sie hätten den Verbindungsfäden der Hauptkernglieder angelegen. Auf irgendwelche Analoga kann man sich bei diesen sehr variierenden Verhältnissen nicht beziehen, — so kommt zwar im allgemeinen bei den übrigen Ciliaten auf jedes Glied resp. Verbindungsstück des Macronucleus ein Micronucleus, doch sind z. B. gerade bei *Stentor polymorphus* (ebenso wie bei *Spirostomum ambiguum*) viel weniger Nebenkerne als Hauptkern-

glieder vorhanden, während andererseits bei *Dileptus anser* u. a. auf jedes derselben zwei Micronuclei kommen. Daraus läßt sich also nichts schließen.

---

3. Die Teilungsverhältnisse.

Alle bisherigen Angaben über die Vermehrung der *Folliculina ampulla* durch Zweiteilung sind entweder falsch (WRIGHT, CLAPARÈDE et LACHMANN, STEIN, BÜTSCHLI) oder oberflächlich und ungenau (MÖBIUS); dagegen konnte ich auf meinen reichbesetzten Glasplatten den Teilungsvorgang wiederholt vollständig in seinem ganzen Verlauf am lebenden Tiere verfolgen, wie auch in seinen einzelnen Phasen fixieren. Ein geschichtlicher Rückblick möge zunächst zur Einführung in die bisher gewonnene Erkenntnis dienen.

WRIGHT (152, X, p. 97 ff.) wollte die Vermehrung seiner langhalsigen *Lagotia producta* durch eine besondere Art von walzenförmigen, allseitig bewimperten Larven (Taf. 10 Fig. 29) beobachtet haben, die vereinzelt unter beständiger Achsendrehung im Wasser umherschwammen. Tatsächlich konnte aber ihre Entstehungsweise gar nicht ermittelt werden, während WRIGHT genau schildert, wie sie sich strecken, hinten zuspitzen, vorne abplatten und mit einem Wimperkranz versehen, wie sie dann über Nacht (!) an der Oberfläche des Wassers schwebend (?) eine Hülse gleich mit der vollen Gliederzahl des Halses (!) ausscheiden und in 3 bis 4 Tagen auch die Peristomlappen ausbilden. Alle diese Angaben sind mehr als verdächtig, zumal die damalige englische Infusorienforschung reichlich dilettantenhaft war und mehr für einen wissenschaftlichen Sport galt. Schon STEIN (140, p. 288 f.) bezweifelt denn auch die WRIGHT'schen Angaben, versucht sie durch nachlässige Beobachtung zu erklären und vermutet in den Larven „gewöhnliche Individuen jüngeren Alters“, die ihre Hülsen verlassen haben (?), sowie in den behülsten Formen vom Aquariengrunde losgerissene alte Tiere. Wenn STEIN (p. 285) ferner angibt, er habe in dem Wasser der Gefäße, in denen mit Folliculinahülsen besetzter Blasentang aufbewahrt wurde, nicht selten auch frei umherschweifende Individuen gefunden, die ihre Gehäuse verlassen hatten, so muß ich das auf Grund meiner Erfahrungen für ziemlich unwahrscheinlich halten. Hören wir weiter, daß diese Individuen bald wie eine langhalsige Flasche mit eiförmigem Bauch, bald krug- oder kannenförmig gestaltet waren, und daß die Peristomlappen sich außerordentlich verkürzt zeigten, so drängt sich die Vermutung auf, es habe sich hier

um freischwimmende Stentoren gehandelt, vielleicht um *St. multiformis* oder *St. auricula.* CLAPARÈDE und LACHMANN (19, p. 219) wollen die *Freia elegans* in ihrer freischwimmenden Jugendform beobachtet haben, die ich auf meiner Taf. 11 Fig. 28 wiedergebe. Sie gleicht in der Gestalt etwa den WRIGHT'schen Larven, kann sich kugelig kontrahieren, schwimmt „avec grande vivacité" und ist etwa 85 μ lang. Eine Mundöffnung konnte nicht beobachtet werden, wohl aber ein schwarzer Augenfleck (!) am vorderen Körperpol; der Kern war oval. LACHMANN beobachtete in einem (!) Fall ein Festsetzen an Algen, wobei sich der Pigmentfleck allmählich auflöste und am Vorderende eine „häutige Ausbreitung (epanouissement membraneux) entstand, — was ich auf intramortale Zerfließungserscheinungen zurückführen möchte. CLAPARÈDE und LACHMANN vermuteten allerdings auch noch eine nachfolgende Schalenbildung, verloren aber leider das betreffende Exemplar aus den Augen! Übrigens war nach ihrer eigenen Angabe dasselbe, hier als Jugendform von *Freia elegans* bezeichnete, Infusor schon vorher von LIEBERKÜHN und WAGNER bei Wismar an der Ostsee beobachtet worden, ohne das diese irgendwelche Beziehungen (paranté) zu der *Folliculina* bemerkten. DADAY (22, p. 489) beschrieb es später aus dem Neapeler Golf unter dem Namen „*Lagynus ocellatus*", stellte es also als besondere Art zu den Lacrymarien, ohne aber dennoch den „interessanten Gedanken" einer genetischen Beziehung zur Gattung *Folliculina* aufzugeben. LEVANDER (81) beobachtete es neuerdings wieder in der Ostsee, fand den Kern zwar meist oval, aber seltener auch fünfgliederig perlschnurförmig (p. 66), ohne aber hieraus ein neues Argument für seine Verwandtschaft mit *Folliculina* herzuleiten, die er vielmehr für sehr unwahrscheinlich erklärt (p. 83). Aber fortgeerbt hat sich doch der Irrtum bis in die neueste Zeit. Daß BÜTSCHLI (14, III, p. 1728) und mit ihm noch HAMBURGER und BUDDENBROCK (67, p. 72) den *Stentor auricula* KENT (Taf. 10 Fig. 8) für eine junge freischwimmende *Folliculina* hielten, wurde schon wiederholt vermerkt. MÖBIUS (95) war der erste, der wirklich echte errante Jugendformen beschrieb und den Beweis ihrer Abkunft von alten behülsten Individuen beizubringen vermochte, — aber den Teilungsvorgang selbst hat auch er nicht beobachtet, wie aus seinen speziellen Angaben und falschen Schlüssen sich ohne weiteres ergibt. Er fand auch „unter den vielen untersuchten Individuen nur einige Male solche, die sich vermehrten". Das früheste von ihm beobachtete Stadium war dasjenige, das im unteren Teil der Hülse neben dem „Mutterindividuum" einen dunkler gefärbten

spindelförmigen „Sprößling“ zeigt (vgl. Möbius’ Tafel Fig. 2; meine Tafel 11 Fig. 22, 23). Der Anblick von zwei, und dem Aussehen nach etwas verschiedenen, Individuen mit ihren Längsachsen parallel nebeneinander in einer Hülse, von denen das eine diese später verläßt und sich ein neues Gehäuse baut, brachte Möbius sofort zu der Annahme einer „Längsteilung“. Er möchte diese Bezeichnung jedoch gerne vermieden wissen, da nach seiner Meinung das Muttertier sich nicht in zwei ganz gleiche Tochterindividuen teilt, sondern vielmehr „alle Organula, welche für die Erhaltung des Individuums bestimmt sind, behält“, während der Sprößling diese erst erlangt, „indem er sich nach seiner Ablösung artgemäß weiterentwickelt“, — „ein protozoisch ausgebildeter Tierleib gibt eine protozoisch unentwickelte Keimzelle ab“. Dieses Resultat ist falsch, denn Möbius hat die Teilung selbst eben gar nicht verfolgt, sondern beurteilt bereits sekundär entwickelte Verhältnisse.

Die Teilung der *Folliculina ampulla* ist eine einfache Zweiteilung, aber keine längs-, sondern quergerichtete. Allerdings verläuft sie nicht in einer ursprünglichen typischen Weise, denn es sind gewisse Modifikationen eingetreten. Man kann ja auch nicht von einer einfachen Teilung bei einem so hoch organisierten Infusor erwarten, daß alle Organula in der Mitte durchgeschnürt werden und sich gleichmäßig auf die beiden Tochterindividuen verteilen. Zumal bei seiner Querteilung würde das vordere Teilstück das ganze Peristom bekommen, und das hintere müßte es vollständig neubilden. Wenn man diese Überlegung auf die Verschiedenheit der beiden noch in der Hülse steckenden Teilindividuen bezieht, so ist man natürlich versucht, das die großen Peristomflügel besitzende Exemplar für das vordere, dasjenige mit noch unentwickeltem Peristom für das hintere zu halten. Die Beobachtung des Teilungsprozesses zeigt aber, daß es in Wahrheit umgekehrt ist: gerade das (in dem Möbius’schen Stadium) voll entwickelte „Mutterindividuum“ ist das hintere Teilstück, das fortdauernd mit der Hülse fest verwachsen bleibt; der „unentwickelte Sprößling“ dagegen repräsentiert das vordere Teilstück, das frei in der Hülse liegt, um diese später zu verlassen und ein kurzes errantes Leben zu führen. Die Erklärung ist nicht schwierig, so unverständlich das Ganze auf den ersten Blick erscheint. Bevor die *Folliculina* nämlich zur Teilung schreitet, vollzieht sich (zugleich mit der Kernkonzentration) eine allmähliche „Einschmelzung“ des alten Peristoms, und nach vollzogener Teilung erfolgt am Vorderpol beider Teilindividuen eine Peristomneubildung, ein Prozeß, der nun an dem hinteren, zum dauernden sessilen Leben

bestimmten, Exemplar schneller verläuft, als an dem vorderen. So kommt es, daß jenes bereits wieder voll entwickelt ist und seine Peristomlappen strudelnd aus der Hülse herausstreckt, während dieses noch mit der Peristomanlage beschäftigt ist. Es vollendet diese überhaupt erst, nachdem es am Ende seines erranten Zustandes eine neue Hülse um sich herum ausgeschieden hat, — eine entwicklungsgeschichtliche Reminiszens, die darauf hinweist, daß die mächtige Entfaltung der Peristomlappen erst durch das Gehäuseleben bedingt wurde, was ja auch durch biologische Argumente leicht zu stützen ist.

Der ganze Vorgang der Einschmelzung und Erneuerung des Peristoms im Verlauf des Teilungsprozesses ist nicht ohne Beispiel. Sterki (141, 1878) verfolgte zuerst an sich teilenden Oxytrichinen einen Ersatz der präoralen Membran und Cilien auch am vorderen Sprößling. Doch wurde ihm der Vorgang nicht klar; er bemerkt wörtlich: „Daß die adoralen Wimpern nicht einfach tales quales stehen bleiben, ist vollkommen sicher ..., es ist aber wahrscheinlich, daß nicht zwischen oder neben den alten neue adorale Membranellen gebildet werden, vielmehr daß jede einzelne umgebildet, gleichsam umgeprägt werde, ähnlich wie das ganze Peristom." Balbiani, der noch 1860 (2) besonders betont hatte, daß kein Ersatz der alten Zone eintrete, wiewohl er einen solchen für das alte Hinterende mit seinen Cirren und Schwanzborsten schon damals zugeben mußte, beschrieb 1891 in einer speziellen Arbeit (4) zelbst eine zeitweise wiederholte Erneuerung von Peristom, Mund und Membranellen bei *Stentor coeruleus*, auch unabhängig von der Fortpflanzung (nach ihm eine Alterserscheinung), wobei sich dann jedesmal auch der Kern vorübergehend konzentriert (!), also wohl diesen Vorgang beeinflußt. Wallengren (149, 1901) beschreibt den Resorptions- und Neubildungsprozeß von Peristom, Wimpern, Cirren und großen Stücken der Pellicula im Verlauf der Querteilung von *Euplotes*, *Stylonychia*, *Holosticha*.

Etwas weniger leicht verständlich als das Verhalten des Peristoms, obwohl gerade im Gegensatz dazu im ersten Augenblick viel weniger verblüffend, ist die Querrichtung der Teilung. Allerdings ist diese das Normale für die meisten Ciliaten (im Gegensatz z. B. zu den sich längsteilendenden Flagellaten), doch gibt es eine allgemeine, dereinst von Balbiani (3, 1881) aufgefundene Gesetzmäßigkeit, derzufolge die Teilungsebene senkrecht zwischen Mund und After durchzuschneiden pflegt. Zumeist liegen ja beide in der Nähe der entgegengesetzten Körperpole, doch verlagert sich der After namentlich bei Stentorinen und Vorticellinen weit nach vorne, wobei die ursprüngliche Querteilung allmählich in eine schräge Längsteilung

übergeht. In der Gattung *Stentor* z. B. beginnt sie mit der Anlage einer neuen adoralen Zone in Form einer ventralen, ziemlich längs verlaufenden Leiste, die dicht hinter dem Munde beginnt und bis zur Mitte des Körpers sich erstreckt, — zunächst so sehr von der definitiven Gestalt abweichend, daß Ehrenberg sie bei einigen Arten als dauerndes Element („seitlicher Wimperkamm") beschrieb; (vgl. Bütschli 14, III, Taf. LXIX Fig. 2; Taf. LXVIII Fig. 5). Diese neue Zone springt dann bruchsackartig vor und bildet ein neues Peristomfeld, während an ihrem Hinterende Mund und Schlund neu sich einsenken: dann erst beginnt die Abschnürung. Bei der doch so nahe verwandten Gattung *Folliculina* verläuft die Teilung anders, einmal ursprünglicher (direkte Teilung), dann aber unter sekundärer Verlagerung der Teilungsebene (Querteilung). Eine Schrägteilung im Sinne des Balbiani'schen „Gesetzes" kann hier deshalb nicht stattfinden, weil durch die tiefe trichterförmige Peristomeinsenkung der Mund tatsächlich weiter nach rückwärts verschoben ist, als der bis an die Basis des linken Peristomflügels nach vorn verlagerte After. Die auf Tafel 10 Fig. 1 eingetragene hypothetische Lage der Balbiani'schen Teilungsebene (x — y) zeigt die praktische Unmöglichkeit derselben ohne weiteres.

Der tatsächliche Teilungsverlauf bei *Folliculina ampulla* ist nun, zusammenhängend geschildert, folgender: Die Einleitung bildet stets die Konzentrierung des Hauptkerns (Taf. 11 Fig. 15) und die Einschmelzung des Peristoms, deren Beendigung mit einem bandförmigen Wiederausstrecken des Kerns zusammenfällt (Taf. 11 Fig. 16). Dann beginnt die Einfurchung (Taf. 11 Fig. 17) schräg von der Ventralseite aus, typisch einseitig, wie es schon Stein in analoger Weise bei *Climacostomum* beobachtete, während ja im allgemeinen bei den Ciliaten eine Ringfurche allseitig gleichzeitig einschneidet. Spiralige Drehungen und Zerrungen beider Individuen versuchen die endgültige Trennung zu bewirken (Taf. 11 Fig. 18); oft schieben sich die bereits getrennten ventralen Körperränder übereinander, doch läßt eine verschieden tiefe Einstellung des Mikroskops den einseitigen Zusammenhang noch deutlicher erkennen. Auf der Ventralseite, in der hier tiefsten Furche, entsteht zugleich das neue Peristom des Hintersprößlings, das sich in diesem Stadium von dem des vorderen Exemplars gar nicht unterscheidet; die Wimpern sind hier bedeutend länger als am übrigen Körper. Die ventrale Entstehung des neuen Peristoms entspricht ganz den Verhältnissen bei den übrigen Heterotrichen; es rückt erst in dem Maße, wie die Abschnürung sich vollendet, an den vorderen Pol

(Taf. 11 Fig. 17—20). Die Ausgestaltung des Peristoms verläuft sofort nach der vollständigen Trennung (Taf. 11 Fig. 19) bei dem hinteren Individuum sehr viel rascher als bei dem vorderen. Leider ist die genaue Verfolgung der Peristombildung mit fast unüberwindlichen Schwierigkeiten verknüpft, da das Tier sein Vorderende fortwährend hin und her schiebt, und die Wimperspirale in schlängelnden Bewegungen rasch dahin spielt. Meine Taf. 11 Fig. 21 enthält einige Skizzen, die durch Kombination verschiedener Vergrößerungen und Einstellungen entstanden sind. Der Durchschnürungsvorgang dauert etwa $^3/_4$ Stunden, und 3 Stunden nach seiner Beendigung hat schon der hintere Teilsprößling sein Peristom vollkommen ausgebildet (Taf. 11 Fig. 22); er streckt sich meist lang aus und liegt strudelnd vor der Hülsenmündung (Taf. 11 Fig. 23), schließlich entfaltet er seine großen Trichterlappen auch außerhalb des Gehäuses. Der vordere Teilsprößling hat derweilen sein Peristom gar nicht vervollständigt, selbst der Mund fehlt noch, so daß im Gegensatz zu jenem eine Nahrungsaufnahme unmöglich ist, doch hat er zuweilen bei der Teilung einige Nahrungsballen mitbekommen. Er kontrahiert sich meist walzen-, oft kugelförmig und erscheint demzufolge kleiner und dunkler gefärbt. In diesem Stadium verharrt der Teilungsvorgang am längsten, man findet es ungleich häufiger als die vorhergehenden; — kein Wunder, daß Möbius' Untersuchungen gerade hier einsetzten, und daß er infolge seiner Unkenntnis der vorangegangenen Geschehnisse von dem ihm sich darbietenden Anblick auf falsche Vermutungen geführt wurde. Auch von den Kernvorgängen konnte er nichts berichten, denn alsbald nach der vollständigen Durchschnürung (Taf. 11 Fig. 20, 19) erfolgt die Gliederung des bandförmig wieder ausgewachsenen Hauptkerns, so daß die beiden Teilsprößlinge stets perlschnurförmige Kerne aufweisen. An lebenden Exemplaren ist die vor sich gehende Gliederung leider nicht zu beobachten und im Präparat — da sie sehr schnell erfolgt — nur durch einen Zufall anzutreffen. Daher ist auch nicht zu unterscheiden, ob die Gliederung in der ganzen Ausdehnung dieses Kernbandes gleichzeitig erfolgt, wie es für einige andere Stentorinen nachgewiesen sein soll, oder ob sie sukzessive vor sich geht, wie z. B. bei den Oxytrichinen. Es dauert nun mehrere Stunden bis zu einem ganzen Tage, ehe der in der Entwicklung zurückgebliebene vordere Teilsprößling, der nicht wie der hintere mit der Hülse verwachsen ist, diese verläßt und frei hinausschwärmt (Taf. 11 Fig. 24). Dabei zieht sich der letztere in das Gehäuse zurück, um die Öffnung freizugeben, aber so oft ich auch diesen Vorgang

beobachtete, fand ich ihn doch niemals in der von Möbius (95) gezeichneten Weise (Fig. 15, 16) hufeisenförmig, mit eingezogenem Peristom, am Grunde desselben kontrahiert. Auch wies der ausschwärmende Sprößling .in keinem Fall einen derartigen „Nabelstrang“ auf, wie ihn Möbius (Fig. 17, 18) angibt, und der nach den geschilderten Vorgängen auch unerklärlich wäre. Aber Möbius konnte ihn bei seiner Theorie von „Mutter- und Tochterindividuen“ wohl verwerten. Auch die in den Fig. 19, 20 gezeichnete Einfurchung am vorderen Körperpol, welche die erste Anlage der beiden Peristomlappen voneinander trennt, habe ich nicht in dieser Weise, und vor allem niemals vor der Festsetzung des Sprößlings beobachtet. Während seines erranten Lebens behält er die Primitivanlage der typischen Stentoren-Mundspirale, ohne daß auch nur eine trichterförmige Einsenkung sich zeigte, vielmehr erscheint der Mund meist noch etwas erhaben. Der Körper des „Sprößlings“ ist langgestreckt walzenförmig, drehrund und etwa 85 μ lang. Er kann sich kugelig kontrahieren, vor allem beim Auftreffen auf Hindernisse, bewegt sich aber meist gerade gestreckt, bald schneller, bald langsamer und wie es scheint unter Achsenrotation; die Umwendung geht zuweilen, vorausgesetzt, daß die Platte genügend mit Wasser bedeckt ist, über Kopf vor sich. Der vordere Körperpol erscheint etwas dunkler gefärbt, er trägt genau terminal die Peristomplatte mit der Spirale, die noch keine „Wimperschnur“ tiefer ins Innere des Körpers hineinsendet. Das freischwimmende Leben dauert nur kurze Zeit, oft nur Stunden; ich konnte durchweg ein und dasselbe Individuum vom Ausschlüpfen aus der alten Hülse bis zum Festsetzen verfolgen. Das Tier bewegt sich zu dem Ende zunächst längere Zeit auf derselben Stelle, liegt dann allmählich ganz still und ruhig; es streckt sich etwas in die Länge, verbreitert sich, flacht sich ab, erhält wellige Konturen und wird zugleich heller. Doch behält es meist eine dichtere Streifung und demgemäß dunklere Färbung in der Mediane und besonders am Peristom. Dieses stülpt sich nach innen ein (Taf. 11 Fig. 25) und beginnt seine weitere Ausgestaltung. Alsbald zeigt es in der Seitenansicht eine Einfurchung, und zugleich wächst die Wimperspirale in das Entoplasma hinein, wohl durch die trichterförmige Einstülpung des Peristoms bedingt, was sich nicht direkt verfolgen läßt. Nach etwa 1 bis 2 Stunden stülpt sich die Peristompartie wieder heraus, nun bereits deutlich zweilappig erscheinend, aber natürlich noch nicht voll entfaltbar (Taf. 11 Fig. 26). Seine eigentliche Gestalt und Größe erhält das Peristom erst durch allmähliches Längenwachstum der

Trichterlappen. Ehe das aber vor sich geht, beginnt schon die Gehäuseabscheidung, — etwa 2 bis 3 Stunden nach der Festsetzung. Man sieht urplötzlich rings um das Tier in einigem Abstand von dem Körper eine feine Linie auftreten, die sich langsam verdickt und sich bald als eine glasklare Hülse darstellt. Der eigentliche Hals fehlt noch, wie auch Möbius richtig beobachtete, und es ist wahrscheinlich, daß seine Substanz von den Peristomlappen abgeschieden, und seine Form durch deren Ausgestaltung bedingt wird. Auch das geschieht relativ schnell, und wieder einige Stunden später streckt das neue Individuum seine Trichterlappen strudelnd aus dem fertigen Gehäuse heraus.

Erwähnenswert ist die zuweilen vorkommende Doppelteilung (Taf. 11 Fig. 27). In zwei Fällen habe ich beobachtet, daß nach der ersten Querteilung, die zur Bildung zweier Individuen führte, das vordere Teilstück sich nochmals durchschnürte, so daß jetzt drei Individuen in einer Hülse lagen. Das ursprüngliche hintere Teilstück, das mit dem Gehäuse verwachsen blieb, gestaltete sich in der geschilderten Weise wieder typisch aus, und die beiden „Sprößlinge“ schlüpften alsbald nacheinander aus, um sich neue Hülsen zu bauen. Wenn Möbius schon solche Stadien gefunden hätte, würde er sie sicher als „Zwillingsgeburten“ bezeichnet und zur festeren Begründung seiner Theorie von den „protozoisch unentwickelten Keimen“ verwendet haben. Davon kann natürlich nach meinen ganzen Schilderungen keine Rede sein.

Die Teilung ist bisher der einzige bekannte Fortpflanzungsvorgang der Folliculinen. Es gilt nun noch die geschlechtlichen Vorgänge aufzuklären, deren Vorkommen wohl wahrscheinlich ist.[1]) Ich habe systematisch nach Conjuganten gesucht und auch durch Variation der Lebensbedingungen (wogegen die Tiere aber sehr empfindlich und wenig widerstandsfähig sind) „Conjugationsepidémien“ hervorzurufen versucht, — aber leider stets vergeblich, möglicherweise wegen zu geringen Alters meiner Kulturen. Bei den Stentoren liegt ja bekanntlich eine analoge Materialschwierigkeit vor, daher über die Conjugation dieser doch so überaus oft untersuchten Tiere bisher auch nur zwei eingehendere Arbeiten

[1]) Der Vorgang der Conjugation würde die Existenz von freischwimmenden erwachsenen Folliculinen voraussetzen, die jedoch bisher von keinem Beobachter erwiesen werden konnte. Letzten Endes wäre auch die Möglichkeit nicht von vornherein abzuweisen, daß Autogamie vorläge, etwa in der Weise, daß durch wechselseitige Verschmelzung der ja zu mehreren vorhandenen Nebenkerne die in der Conjugation erfolgende „Verjüngung“ ersetzt würde.



vorliegen, nämlich von CL. HAMBURGER (65, 1908) und W. MULSOW (100, 1913). Vielleicht lassen sich hieraus gewisse Analogien für die zu erwartenden Verhältnisse bei den Folliculinen entnehmen. Die conjugierenden Ciliaten pflegen ja mit der Mundregion zu verwachsen, speziell die Heterotrichen ursprünglich mit der ganzen Fläche ihrer Peristomfelder, allerdings nur wenn diese lang und schmal sind (*Blepharisma*, *Spirostomum*, *Balantidium*). Je breiter und kürzer die Peristomfelder werden, um so beschränkter ist auch die Ausdehnung der verwachsenden Regionen; so verwachsen die Stentoren nur noch mit dem linken Teil ihrer Peristomfelder, wobei die Tiere im spitzen Winkel, oft auch parallel zueinander liegen. Hoffentlich gelingt es bald die entsprechenden Verhältnisse bei den Folliculinen dieser Entwicklungsreihe anzufügen.

Literaturverzeichnis.

Die im Text angezogenen Spezialarbeiten sind alphabetisch nach den Autornamen geordnet. Ihnen sind die kennzeichnenden Nummern aus meiner Dissertation belassen.

2) G. Balbiani: Du rôle des organes générateurs dans la division spontane des infusoires ciliées. Journ. Physiol. T. 3, 1860.

3) —: Les Protozoires. Journal de Micrographie T. 5, 1881.

4) —: Sur les régénérations successives du péristome comme caractère d'âge chez les Stentors et sur le rôle du noyau dans ce phénomène. Zool. Anz. Bd. 14, 1891.

5) C. A. Barrett: On new tube-dwelling Stentor. Monthly micr. journ. Vol. 3, 1870 (unzugänglich).

7) Bory de St. Vincent: Encyclopédie méthodique. Zoophytes. Paris 1824.

14) O. Bütschli: Protozoa. Bronns Kl. u. Ordn. I. Bd. 3 Infusoria, 1887/89.

19) E. Claparède et J. Lachmann: Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Mém. Inst. Genève T. 5—7, 1858/61.

22) E. v. Daday: Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Infusorienfauna des Golfs von Neapel. Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel Bd. 6, 1886.

26) C. Dons: Folliculinastudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 27, 1912.

30) Chr. G. Ehrenberg: Die Infusionstiere als vollkommene Organismen. Text u. Atlas. Leipzig 1838.

33) Th. W. Engelmann: Contraktilität u. Doppelbrechung. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 11, 1875.

34) G. Entz: Über Infusorien des Golfs von Neapel. Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel Bd. 5, 1884.

35) M. Fabre-Domergue: Note sur les Infusoires ciliées de la Baie de Concarneau, Journ. de l'Anat. et Physiol. 1885.

43) J. Giard: Sur les Infusoires du genre Freya. Bull. Sc. Dép. Nord (2) 1883. (unzugänglich).

55) O. Grimm: Zur Kenntnis der Fauna des finnischen Meerbusens. Arb. d. Petersb. Naturf. Ges. Bd. 8, 1877 (russisch).

61) A. Gruber: Die Protozoen des Hafens von Genua. Nova Acta Akad. Leopold. Carolin. Bd. 46, 1884.

65) Cl. Hamburger: Zur Kenntnis der Conjugation von Stentor coeruleus usw. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 90, 1908.

67) Cl. Hamburger u. W. v. Buddenbrock: Nordische Ciliata. Nordisches Plankton XIII, 1911 (Lieferung 15).

72) W. S. Kent: A Manual of Infusoria. London 1880/82.

73) P. Kramp: Report on the Hydroids. Danmarksexpeditionen til Grönlands Nordostkyst. Bd. V, 7, 1911.

74) H. Laackmann: Zur Kenntnis der heterotrichen Infusoriengattung Folliculina. Deutsche Südpolarexpedition Bd. 12, Zool. IV, 1910.

77) J. B. Lamarck: Histoire naturelle des animaux sans vertèbres (II). Paris 1816.

79) J. Leidy, Proceedings of the Acad. of Nat. Hist. Philadelphia, 1859.



81) K. M. LEVANDER: Materialien zur Kenntnis der Fauna in d. Umgebung von Helsingfors usw. 1. Protozoa. Acta pro fauna et flora fennica, Bd. 12, 1894.

86) H. NIC. MAIER: Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2, 1903.

90) C. MERESCHKOWSY: Studien über die Protozoen des nördlichen Rußlands (deutsch). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16, 1879. (Eine ausführlichere russische Arbeit erschien 1877).

92) H. A. MEYER u. K. MÖBIUS: Fauna der Kieler Bucht (Einleitung zum Bd. I, Opisthobranchia p. XVI). Leipzig 1865.

93) K. MÖBIUS: Über den Bau der adoralen Spirale hetero- und hypotricher Infusorien usw. Biol. Centralbl. Bd. 6, 1886.

95) —: Das Flaschentierchen Folliculina ampulla. Abhandl. d. naturwiss. Vereins in Hamburg Bd. 10, 1888.

97) —: Bruchstücke einer Infusorienfauna der Kieler Bucht. Arch. f. Naturgesch. Bd. 54, 1. Berlin 1888.

99) O. FR. MÜLLER: Animalcula infusoria fluviatilia et marina. Op. posth. cura O. Fabricii. Hafniae 1786.

100) W. MULSOW: Die Conjugation von Stentor coeruleus u. St. polymorphus. Arch. f. Protistenk. Bd. 28, 1912/13.

104) S. PEREJASLAWZEWA: Protozoen des Schwarzen Meeres. Abhandl. d. naturwiss. Naturf. Ges. Odessa Bd. 10, 1885.

115) J. VAN REES: Protozoaires de l'escault de l'est. Tijdschr. d. Nederl. Dierk. Vereenig. Suppl. D. I, Aufl. 2, 1884.

140) FR. STEIN: Der Organismus der Infusionstiere II: Darstellung der neuesten Forschungsergebnisse über Bau, Fortpflanzung und Entwicklungsgeschichte der Infusionstiere. Spez. Naturgesch. der heterotrischen Infusorien. Leipzig 1867.

141) V. STERKI: Beiträge z. Morphologie d. Oxytrichinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 31, 1878.

145) E. v. VANHÖFFEN: Fauna und Flora Grönlands. Aus Drygalsky, Grönland Exped. 1898.

149) H. WALLENGREN: Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb., Abt. Morph., Bd. 15, 1901.

152) STR. WRIGHT: Description of new Protozoa etc. Edinb. n. philos. Journ. Bd. 7, 1858; Bd. 10, 1859 u. später.

Tafelerklärung.

Alle mikroskopischen Zeichnungen sind ausgeführt an einem SEIBERT-Mikroskop mit den Achromat-Objektiven I, III, V, und den HUYGHENS'schen Ocularen 1, 3, mit Hilfe eines einfachen ABBE'schen Zeichenapparates.

(Die in Paranthese gesetzten Nummern der Abbildungen beziehen sich auf meine Dissertation.)

Tafel 10 (IV).

Fig. 1 (33). *Folliculina ampulla*, völlig entfaltet. Etwas schematisiert. Vergr. 500. (r = rechts, l = links, p = Peristomeck, o = Mund, a = After, x—y Lage der hypothetischen BALBIANI'schen Teilungsebene, vgl p. 166).

Fig. 2 (34). *Foll. elegans.* Habitusbild nach Angaben früherer Beobachter. Vergr. 320.

Fig. 3 (35). *Foll. spirorbis* nach DONS. Vergr. 250.

Fig. 4 (36). *Foll. producta* nach WRIGHT. Vergr. 200.

Fig. 5 (37). *Foll. hirundo* nach KENT. Vergr. 200.

Fig. 6 (38). *Foll. telesto* nach LAACKMANN. Vergr. 250.

Fig. 7 (39). *Foll. melitta* LAACKM. aus DONS. Vergr. 200.

Fig. 8 (40). *Stentor auricula* nach KENT. Vergr. 120.

Fig. 9 (41). *Stentor auricula* nach DADAY. Vergr. 180.

Fig. 10 (42). *Foll. ampulla.* Verlauf der Wimpersprirale nach MÖBIUS. Vergr. 250.

Fig. 11 (43). *Foll. ampulla.* Verlauf der Wimperspirale nach eigenen Beobachtungen. Schematisiert. Vergr. 500.

Fig. 12. (44). *Foll. ampulla.* Blick von oben auf das Peristom. (Nach dem Leben.) Vergr. 450.

Tafel 11 (V).

Fig. 13 (45). *Foll. ampulla.* Sechsgliedriger Hauptkern, fünf Nebenkerne. (Nach e. Präparat). Vergr. 320.

Fig. 14 (46). *Foll. ampulla.* Zweigliedriger Hauptkern. (Nach e. Präparat.) Vergr. 320.

Fig. 15 (47). *Foll. ampulla.* Hauptkern kugelig konzentriert. (Nach e. Präparat.) Vergr. 320.

Fig. 16 (48). *Foll. ampulla.* Hauptkern gestreckt lang bandförmig. (Nach e. Präparat.) Vergr. 320.

Fig. 17 (49). *Foll. ampulla.* Querteilung. Einschneiden der Furche. (Nach dem Leben.) Vergr. 320.

Fig. 18 (50). *Foll. ampulla.* Vorgeschrittenes Teilungsstadium. (Nach dem Leben.) Vergr. 320.

Fig. 19. (51). *Foll. ampulla.* Soeben vollendete Durchschnürung. (Nach dem Leben. Kerne nach e. Präparat ergänzt.) Vergr. 320.

Fig 20 (52). *Foll. ampulla.* Teilung des Hauptkerns. (Kombiniert nach Präparat und Leben.) Vergr. 320.

Fig. 21 (53). *Foll. ampulla.* Studien zur Peristombildung. (Nach dem Leben.) Vergr. 320.

Fig. 22 (54). } *Foll. ampulla.* Fortschreitende Entwicklung des hinteren
Fig. 23 (55). } Teilsprößlings, während der vordere in der alten Hülse verharrt. (Nach dem Leben.) Vergr. 320.

Fig. 24 (56). *Foll. ampulla.* Ausschlüpfen des vorderen Teilsprößlings. (Nach dem Leben.) Vergr. 320.

Fig. 25 (57). *Foll. ampulla.* Festsetzen des erranten Sprößlings. (Nach dem Leben.) Vergr. 450.

Fig. 26 (58). *Foll. ampulla.* Soeben erfolgte Gehäuseabscheidung. (Nach dem Leben.) Vergr. 450.

Fig 27 (59). *Foll. ampulla.* Ein Fall der Doppelteilung. (Nach dem Leben.) Vergr. 320.

Fig. 28 (60). *Lagynus ocellatus* Daday. (Nach Claparède nnd Lachmann Jugendstadium von Folliculina.) Vergr. 600.

Fig. 29 (61). Wright's „Schwärmer“ als Fortpflanzungsstadien der Folliculina Vergr. 200

(Aus dem Hygienischen Institut Frankfurt a. M.)

Amöbenzucht auf reinem Boden.

Von
Dr. **Rud. Oehler**, Frankfurt a. M.

(Hierzu Tafel 12.)

Obwohl schon seit geraumer Zeit gezeigt wurde, wie man Amöben auf Reinkulturen von Bakterien züchten kann [1], [2], [3], so ist doch das Verfahren von denen, welche Amöben zwecks morphologischer Forschung züchteten, wenig angewendet worden. Wasielewski und Kühn [4]) haben das Verfahren Tsujitani's und Mouton's aufgenommen und haben ihre Amöben auf *Coli*- und *Fluorescens*-Reinkulturen gezüchtet. Sonst aber haben die meisten Untersucher sich dahin ausgesprochen, daß das für morphologische Zwecke nicht nötig sei.

Ich kann, nachdem ich bei 5 Amöbenarten die Zucht auf verschiedenen Bakterien-Reinkulturen auf längere Zeit hin durchgeführt habe, bestätigen, daß morphologisch an den Amöben für gewöhnlich nicht viel geändert wird, ob sie auf dieser oder jener Bakterienunterlage wachsen. Zudem aber zeigte es sich, daß die ohne Rücksicht auf Bakterienreinheit in gangbarer Weise von Agarplatte zu Agarplatte überimpften Amöbenkulturen eine bestimmte

[1]) Frosch: Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 21 1897 p. 926.

[2]) Tsujitani: Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 24 1998 p. 666.

[3]) Mouton: Recherches sur la digestion chez les amibes. Annales Inst. Pasteur Bd. 16 1902.

[4]) Wasielewski und Kühn: Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkerns, Zoolog. Jahrb. Bd. 36 1914 p. 253–326.

Bakterienflora aufweisen, welche sich bei den stets gleich gehaltenen Zuchtbedingungen auch von Platte zu Platte gleich erhält.

Bakterienbestand der gewöhnlichen Amöbenzuchtplatten.

Die gangbaren Amöbenzuchtplatten haben ein Hauptbakterium, welches in überwiegender Anreicherung die Hauptmasse des Bakterienbestandes ausmacht, und daneben noch einige in geringer Menge vorkommende Nebenbakterien. Die gangbare Amöbenzucht arbeitet also von sich aus schon mit Anreicherungskulturen; das ist so viel wie relativen oder leicht verunreinigten Reinkulturen.

Ich habe fünf solcher Amöbenkulturen bakteriologisch untersucht.

Die erste Amöbe, Amöbe I genannt, habe ich aus einem Erdaufguß gewonnen. Es ist eine mittelgroße Limaxform, welche, wenn die Agarplatte mit destilliertem Wasser begossen wird, leicht in Flagellatenform übergeht (*Wasielewskia*-Art).

Hauptbakterium war hier ein Gram-negatives Stäbchen lebhaft beweglich, nach Alkalibildung in Lakmusmolke und den sonstigen Reaktionen dem *Bact. alcaligenes* entsprechend. Daneben in ziemlicher Menge ein Gram-positiver Coccus A B I, von dem später noch zu reden sein wird.

Die zweite Amöbenkultur war eine aus dem Schweinedarm stammende große *Wasielewskia*-Art, ebenfalls ein Flagellatenstadium bildend, welche ich, wie auch die 3 folgenden Arten, der Protistenabteilung des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie in Berlin-Dahlem verdanke. Es ist die Schweine-Amöbe von NÄGLER.[1] Auch hier war das Hauptbakterium *Bact. alcaligenes.* Andere Begleitbakterien nur in geringer Menge.

Bei der 3. Amöbenart handelt es sich um eine kleine Amöbe von etwa 6—10 μ Durchmesser. Sie wurde als Klein-Amöbe bezeichnet. Hier war das Hauptbakterium der Zuchtplatte ein *Bact. fluorescens liquefaciens.* Nur wenige andere Bakterien als Begleiter.

Die vierte Art war die von Dr. JOLLOS als *Vahlkampfia magna* (JOLLOS) genannte und beschriebene Amöbe.[2] Hier war wieder ein *Bact. fluorescens* das Hauptbakterium der Zucht. Und bei dem fünften erhaltenen Stamm, *Hartmannella aquarum* JOLLOS,[2] war das Hauptbakterium abermals *Bact. faecalis alcaligenes.* In allen diesen Fällen war das Hauptbakterium wohl 5—20 mal reichlicher vorhanden als etwaige Nebenbakterien.

[1]) NÄGLER: Kern- und Centriolteilung bei Amöben, Arch. Protistk. Bd. 26. 1912.

[2]) JOLLOS: Untersuchungen zur Morphologie der Amöbenteilungen. (Erscheint im nächsten Heft des Arch. f. Protistenk. Die Redaktion.)



Die Morphologen haben somit nicht Unrecht, wenn sie die gangbare Art Amöben zu züchten für ihre Zwecke als genügend erachten.

Dagegen hat die Möglichkeit, Amöben auf reinem Bakterienboden zu züchten, ein Interesse für physiologisch-biologische Fragen und diesen wollen wir uns nun zuwenden.

Das Verfahren und seine Benennung.

Mouton's Verfahren, eng anschließend an Tsujitani's Vorschrift zur Überführung der Amöben auf die Bakterienreinkultur, war folgendes: Auf die Mitte einer Agarplatte (Agar 0,5 %, Bouillon 10 %) impfte er die Amöben auf. Dann zog er vom Plattenrande gegen die Mitte zu, diese aber nicht ganz erreichend, radiäre Streifen, welche mit der Reinkultur des Bakteriums beschickt wurden. Die Amöben wanderten dann von der Mitte auf die Streifen über und konnten von da mit ihrer reinen Bakterienunterlage auf neue Platten übertragen werden.

Ich habe es für einfacher und sicherer gefunden, den unbeschickten Zwischenraum zwischen der Amöbenimpfstelle und der ausgestrichenen Reinkultur aufzuheben; denn nicht alle Amöben wandern gerne über solche leeren Flächen. Ich bestreiche also meine Platte mit der Bakterienreinkultur und setze auf die so beschickte Fläche an einer oder mehreren Stellen die Amöbenimpfung auf. Die Amöben breiten sich wuchernd von der Impfstelle in langsamem oder raschem Tempo über die Platte aus. Mit der Platinöse oder der Glaspipette oder einem kleinen Spatel werden dann Proben entnommen und gefärbt oder auf Plattensätze ausgestrichen, woraus man ersieht, ob die von Amöben besetzten Stellen nur ein oder mehrere Bakterienarten beherbergen. Außerdem ist es für die vorliegenden Zwecke vorteilhaft, die Agarplatten zur Amöbenzucht ohne Zusatz flüssiger Nährstoffe zu verwenden. Ich nehme 1—2 % Wasseragar und streiche darauf die anderwärts gezüchteten reinen Bakterienmassen aus.

Der Übergang vom Ausgangsbakterium auf das neue Zuchtbakterium wird so früher oder später, auf der ersten oder auf folgenden Platten erreicht. Mouton nennt die derart gewonnene Amöbenzucht auf reinem Bakterienboden eine gemischt Reinkultur (Culture pure mixte), eine Bezeichnung, welche gebilligt und aufgenommen wurde.[1]) Ohne solcher Namengebung allzugroßes Gewicht

[1]) Vgl. Richtfr, O.: Die Reinkultur und die durch sie erzielten Fortschritte, namentlich auf botanischem Gebiet. Progressus rei botanicae 1912.



beilegen zu wollen, so stört es immerhin, daß bei Mouton's Bezeichnung die Ungleichwertigkeit der beiden Glieder einer solchen Amöbenbakterien-Reinkultur nicht betont ist. Es handelt sich nicht um die Mischung zweier gleichwertiger Reinkulturen, sondern um die Supraposition einer Reinkultur auf eine andere. Die Bakterienreinkultur ist der Nährboden für die Amöbenkultur, so wie die Agarplatte der Nährboden für die Bakterienkultur ist. Die Bakterien sind das Grundglied der Zucht; die Amöben das darauf aufgesetzte Glied.

Die Bouillon ist die Grundnahrung für die ganze Zucht; aber erst durch die Bakterien wird dieselbe zu verzehrbarer Amöbennahrung aufgebaut. Ich wäre also mehr geneigt, diese Art von Reinkultur eine zweigliedrige Reinkultur zu nennen, bei der man ein Grundglied und ein aufgesetztes Oberglied unterscheidet und beachtet, daß die Grundnahrung vom Grundglied der Zucht zur Zehrnahrung für das Oberglied hergerichtet wird.

Es kann Fälle geben, wo das eine gewisse Bedeutung hat.

Annahme und Ablehnung von Bakterien seitens der Amöben.

Wenn man in dieser Weise Amöben auf eine Bakterienreinkultur zu überführen sucht, so zeigen sich merkliche Unterschiede. Bei manchen Bakterien gelingt die Überführung leicht, bei anderen schwer oder gar nicht.

Manchmal sind es giftige Stoffe, welche von Bakterien erzeugt werden, die das Amöbenwachstum verhindern. Starke Ammoniakentwicklung, wie sie die Harnstoff-spaltenden Bakterien zeigen, oder das Trimethylamin, das *Bact. prodigiosus* auf Bouillonagar entwickelt, läßt zugeimpfte Amöben nicht aufkommen. Wenn man aber, wie oben angegeben, die Bakterien von ihrem Zuchtboden abschabt und auf eine 1 %—2 % Wasseragarplatte ausstreicht, wo sie kein Ammoniak oder Trimethylamin erzeugen können, dann lassen sich auf solcher Platte die Amöben gut züchten. Sie gehen an, vermehren sich und zehren die Harn- oder Prodigosusbakterien auf.

Bei anderen Bakterien gelingt die Überführung schwerer, weil die Amöben die neue Nahrung nicht so gerne aufnehmen, wie die alte, welche bei der Überimpfung mit übertragen wurde. Sie halten sich dann nur in nächster Umgebung der Impfstelle auf und rücken auf der Platte nur so weit vor, wie die alten Nährbakterien auf der Platte auswachsen. Erst wenn alle Bakterien der alten Nährart aufgezehrt sind, gehen sie auf die gebotene neue Art über.

Solches ist z. B. der Fall bei *Bact. subtilis*, dem Heubazillus. Gerade für solche Fälle ist es wichtig, die Bakterien auf einer

1—2 % Wasseragarplatte auszustreichen und diese mit den Amöben zu beimpfen. Die Wucherung des Ausgangsbakteriums wird damit immerhin etwas zurückgehalten. Erst nach längeren vielfach wiederholten Versuchen gelang mir die Überführung meiner Amöben auf Heubazillenreinkultur. Aber einmal gewonnen, ließ sich die Heubazillen-Amöbenreinzucht leicht von Platte zu Platte weiter führen. Sie ist mir eine der beliebtesten Versuchs- und Demonstrationskulturen geworden.

Gram-positive und Gram-negative Bakterien.

Allgemein läßt sich sagen, daß Gram-negative Bakterien leichter, Gram-positive schwerer angenommen werden. Das Wachstum auf den Platten mit Gram-positiven Bakterien ist merklich verlangsamt. Während eine Platte mit *Bact. coli* an einem kleinen Punkt mit Amöben beimpft in 2 Tagen von denselben überwuchert wird, schreitet das Amöbenwachstum auf Gram-positiven Bakterien, z. B. Sarcinen, nur langsam vom Impfpunkt ausgehend auf der Platte fort. Eine Platte von Haidenagar mit Heubazillen und Amöben an einem Punkte beimpft ist nach 14 Tagen noch nicht überall mit Amöben besiedelt.

Die mit Gram-positiven Bakterien gefütterten Amöben sind von zahlreichen großen Nahrungsvakuolen durchsetzt. Sie werden dadurch größer und sehen getüpfelt aus. Die mit Gram-negativen Bakterien ernährten Amöben haben minimal kleine Nahrungsvakuolen; sie sind kleiner und sehen mehr glasig klar aus.

Die Verdauung der Gram-positiven Bakterien beansprucht offenbar mehr Verdauungssäfte und längere Zeit, als die Verdauung der Gram-negativen Bakterien. Es entspricht das ganz dem Verhalten der Bakterien bei der Autolyse und der Bakteriolyse im Serum.

Wandertrieb der Amöben.

Alle 5 Amöben wandern, wenn sie auf eine leere Agarfläche gebracht werden. Sie ziehen suchend gewundene und verschlungene Wege, die man durch Tusche oder sonstige feinkörnige Massen leicht zu Gesicht bringen kann. Aber sie wandern nicht gleich rasch und nicht gleich weit. Am weitesten wandert die *Vahlkampfia magna*. Sie verläßt den Impffleck, an dem sie mit einigen Nährbakterien aufgesetzt worden ist, in Bälde. Oft nach 24 Stunden schon findet man Amöben dieser Art 10 mm, 20 mm, 30 mm weit vom Impffleck auf der bakterienfreien Agarfläche herumwandern. Oder, wenn der Impffleck reich mit Bakterien versehen ist, dann

dauert es 2—3 Tage; dann aber brechen die *Vahlkampfia magna*-Amöben aus dem noch lange nicht aufgezehrten Bakterienlager heraus und wandern weite Strecken über die bakterienfreie Fläche hin. Finden sie keine Nahrung, so encystieren sie sich nach 2—3 Tagen. Viel zögernder und viel weniger weit wandert die *Hartmanella* vom Bakterienlager aus. Erst wenn die Menge der Amöben sich häuft und die Bakterien sich mindern, zieht sie aus und kommt auch dann nicht weiter als 15—20 mm vom Rande des Bakterienlagers.

Die übrigen, Amöbe I, Schweineamöbe und Kleinamöbe verlassen den bakterienhaltigen Impffleck überhaupt nicht oder überschreiten seine Grenze kaum einige Millimeter. Sie zehren Bakterien, wo sie sind; und wenn die Bakterien am Impffleck aufgezehrt sind, dann encystieren sie sich daselbst. Je schwächer der Wandertrieb, um so schwerer sind die Amöben von Fremdbakterien zu reinigen. Die Schweineamöbe ist es, welche in dieser Hinsicht die größte Schwierigkeit bietet.

Wachstumsform der Amöbenmassen.

Es hat, wie oben gesagt, seine Vorteile, wenn man die Nährbakterien abgesondert für sich auf Platten oder in Schrägagarröhrchen züchtet. Man kann dann den Bakterienrasen mit der Öse abschaben und ihn mit dem Ausstrichglas auf Platten von 1—2 % Wasseragar ausstreichen. Die so bereitete Bakterienfläche wird dann an einem oder mehreren Punkten mit Amöben beimpft. Auf solchen Zuchtplatten kann man zwei Formen des Wachstums beobachten:

1. das wallartige, 2. das zerstreute Wachstum der Amöben.

Das erstere ist die Wachstumsform der wohl gedeihlichen, üppig wuchernden Zucht. Die Amöben dringen unter reichlicher Vermehrung vom Impffleck aus gegen die bakterienbeschickte Fläche vor. Sie schließen sich zu einem wallartigen Ring zusammen, der größer und größer wird, und so die Fläche überzieht.

Außerhalb des Ringes sind keine Amöben. Innerhalb des Ringes ist ein lichter Hof, in dem einige Amöben und fast gar keine Bakterien mehr lagern. Denn die Bakterien werden von den in gedrängter Reihe vorrückenden Amöben so gut wie rein aufgezehrt. Nach gemessener Zeit erfolgt innen die Cystenbildung, während außen der Wachstumswall fortschreitet, bis die ganze mit Bakterien beschickte Fläche überzogen ist. In dieser Form wachsen die Amöben

auf allen Bakterien, welche eine gleichmäßig gute Nahrung bieten, die restlos aufgezehrt werden kann; sowie: Colibacillen, Sarcine, Heubacillenfäden.

Anders das zerstreute Wachstum. Es ist die Form, in der die Amöben wachsen, wenn die gebotene Bakteriennahrung ihnen nur teilweise zusagt. Die Amöben zerstreuen sich dann vom Impffleck ausgehend alsbald über die ganze Platte. Sie bilden keinen gedrängten Wachstumswall; der lichte Hof, in dem die Bakterien rein aufgezehrt sind, fehlt. Die Amöben liegen zwischen den Bakterien zerstreut über die ganze Platte; erst weit voneinander, später dichter. Niemals aber so dicht, daß Amöbe an Amöbe liegt. Immer bleiben bakterienbesetzte Zwischenräume zwischen den Amöben übrig. Es tritt Wachstumsstillstand und Cystenbildung ein bevor sämtliche Bakterien aufgezehrt sind. In dieser Form wachsen die Amöben z. B. auf mit Pseudodiphtheriebazillen beschickten Platten.

Die schlecht gedeihliche Zucht der Schweineamöbe auf bei 56° abgetöteten Colibakterien zeigt dieses zerstreute Wachstum; während die wohl gedeihliche Zucht von Amöbe I auf bei 56° abgetöteten Colibakterien geschlossenes, wallartig fortschreitendes Wachstum zeigt.

Junge und alte Bakterien als Amöbennahrung.

Während Gram-negative Bakterien, soweit ich beobachten konnte, von allen Amöben immer leicht aufgenommen werden, machen manche Gram-positive Arten bei manchen Amöben Schwierigkeiten.

So will die Kleinamöbe auf *Cocc. pyogenes albus* nicht recht wachsen. Amöbe I gedeiht nicht auf Am. Bakt. I, einem aus der Erde stammenden dem *Cocc. pyogenes albus* nahestehenden Coccus. Besonders wenn die Bakterien etwas abgestanden sind, dann werden sie von den Amöben durchaus nicht angenommen. Anders wenn sie frisch gewachsen sind. Wird also *Cocc. pyogenes albus* oder Am. Bakt. I auf Bouillonagar ausgestrichen und hier die Amöbe I resp. die Kleinamöbe zu beimpft, so gehen die Amöben an; sie wuchern, bilden Wachstumswall und lichten Innenhof, in dem die vorher verschmähten Bakterien sauber aufgezehrt werden. Nach 3—5 Tagen aber steht das Wachstum still. Außen liegen noch reichlich Bakterien, aber die Amöben greifen sie nicht mehr an, weil auch sie nun alt und ungenießbar geworden sind.

Es gelingt also bei manchen schwer verdaulichen Bakterien doch noch, sie den Amöben mundgerecht zu machen, wenn man sie ihnen in ganz jungem, frisch ausgekeimtem Zustande vorsetzt.

Bei langsam wachsenden Bakterien ist das schwer durchführbar.

So gelang es mir nicht, das *Bact. timothee* zur Aufnahme bei irgendeiner Amöbe zu bringen. *Bact. bulgaricum* sowie der erwähnte *Staphylococcus A B I* aus Erde werden ebenfalls sehr schwer aufgenommen oder ganz abgelehnt.

Wählerische und wenig wählerische Amöben.

Sind somit die Bakterien in verschiedenem Grade verzehrbar, so sind andererseits die Amöbenarten in verschiedenem Grade wählerisch.

Die Kleinamöbe gedeiht eigentlich nur auf Gram-negativen Bakterien gut. Nur auf ganz jungen, frisch gewachsenen Gram-positiven Bakterien kann manchmal ein leidliches Wachstum erreicht werden. Leistungsfähiger ist die Schweineamöbe: sie wächst gut und regelmäßig auf der Gram-positiven *Sarcina lutea*, dem weißen Eitercoccus und auf Heubacillus. Auf dem Pseudodiphtheriebacillus kommt sie nicht fort.

Noch zugreifender ist die Amöbe I. Sie gedeiht auf allen bisher erwähnten Bakterien; nimmt aber auch Pseudodiphtheriebakterien an. Den Coccus A B I, ein aus der Erde stammender, dem weißen Eitercoccus nahestehender Coccus, nimmt Amöbe I aber nicht an.

Am wenigsten wählerisch sind *Hartmannella aquarum* und *Vahlkampfia magna*. Sie zehren alle genannten Bakterien, auch den Coccus A B I auf.

Unverzehrbar bleibt aber auch für sie der Timothee-Bacillus.

Hefen als Amöbennahrung.

Mouton[1]) gibt an, daß seine Amöben auch auf Reinkultur von *Saccharomyces exiguus* wuchern. Ich kann das nach meinen Versuchen nur für *Hartmannella aquarum* und *Vahlkampfia magna* bestätigen. Diese beiden Amöben wachsen bestens auf *Saccharomyces exiguus*. Auch auf einer größeren von einem Rachenabstrich gewonnenen Hefe gedeihen sie gut. Dagegen konnte ich Amöbe I, die Schweineamöbe und die Kleinamöbe nicht zur Annahme von Hefennahrung bringen.

Pilzfäden, Pilzsporen, grüne einzellige Algen oder Fadenalgen, Oscillarien und Diatomeen werden von den fünf untersuchten Amöben nicht aufgenommen.

---

[1]) Mouton: Annales Inst. Pasteur, Bd. 16. 1902.

Geballte nicht-bakterielle Nahrung.

Fetttropfen, rote Blutkörper, Fibrinfäden, Stärkekörner werden von unseren Amöben nicht aufgenommen. Es gelingt nicht eine Amöbenzucht allein mit Milch oder Blut oder Eigelb zum Wachstum und Gedeihen zu bringen. Sterile Agarplatten, die mit diesen Nährstoffen beschickt und mit Amöben beimpft werden, zeigen, wenn sie frei von Bakterien bleiben, kein Amöbenwachstum oder wenn sie fortschreitendes Amöbenwachstum zeigen, dann erweisen sie sich bei microskopischer und kultureller Probe immer mit Bakterien infiziert.

Meissner[1]) hat bei *Am. princeps* und *Am. radiosa* und *Pelomyxa palustris* Aufnahme und Verdauung von Reiskörnern gesehen. Für unsere Amöben trifft das nicht zu. Nicht etwa, daß ihnen die Fähigkeit, Stärke zu verdauen, fehlte. Davon kann man sich überzeugen, wenn man als Zuchtunterlage stärketragende Bakterien verfüttert, z. B. *Bact. amylobacter.* Die Zucht auf *Bact. amylobacter* geht an und gedeiht und läßt sich von Platte zu Platte weiterführen. (*Bact. amylobacter* wird am besten in Traubenzuckerbouillon, die mit Paraffinliquidum überschichtet ist, gezüchtet, der Bakterienbodensatz abgehoben, durch Natronlauge neutralisiert und auf der Wasseragarplatte steril ausgestrichen.) Hier läßt sich nach Jodzusatz auch leicht zeigen, daß die Amöben die stärkehaltigen Bakterien aufgenommen haben und verdauen.

Die lebenden stärkehaltigen Bakterien werden somit aufgenommen; einzelne Stärkekörner dagegen werden abgelehnt.

Ebenso werden Bakteriensporen meist nicht angenommen. Eine Amöbenzucht auf Heubacillen oder auf Megatheriumbacillen wuchert und gedeiht nur so lange, als noch Bacillen vorhanden sind. Wo die Nährbacillen aber in Sporenbildung übergehen, da hört auch das Amöbenwachstum auf; da gehen die Amöben in Cystenbildung über.

Man kann unter dem Mikroskop beobachten, wie die Amöben Heubacillensporen aufnehmen. Ein Teil derselben wird alsbald wieder ausgestoßen; andere werden in eine Nahrungsvakuole eingelagert und langsam verdaut. Offenbar sind die letzteren erweicht und der Auskeimung nahe.

Kleinamöbe von den größeren Amöben verzehrt.

Nicht uninteressant ist es, daß die größeren Amöben, Amöbe I, *Hartmannella aquarum* und *Vahlkampfia magna* die so beträchtlich

[1]) Meissner: Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46, 1886 und Biol. Centralbl. Bd. 8.



kleinere Kleinamöbe als gute Nahrung angreifen, aufnehmen und verdauen. Die Schweineamöbe, obwohl an Größe der Amöbe I völlig gleich, tut das nicht.

Um sich davon zu überzeugen, beimpft man eine mit Coli nicht zu reichlich beschickte 2 % Wasseragarplatte mit Kleinamöbe. Nach 2—3 Tagen haben sich die Kleinamöben reichlich über die ganze Platte vermehrt und haben die Colibakterien so gut wie restlos aufgezehrt. Nun wird die größere Amöbensorte zu beimpft. Hat man Schweineamöbe gewonnen, so erfolgt keine merkliche Vermehrung; die drei anderen, Amöbe I, *Hartmannella aquarum* und *Vahlkampfia magna* dagegen vermehren sich gut, besiedeln die ganze Platte; Amöbe I bildet deutlichen Wachstumswall und lichten Hof. Alle zehren die Kleinamöbe auf, so daß nach 6 Tagen von Kleinamöben nur noch Reste oder auch gar nichts mehr übrig ist.

Unter dem Mikroskop kann man den Vorgang der Aufnahme und die Verdauung der Kleinamöbe im Leibe der größeren Amöbe leicht verfolgen.

Die aufgenommenen Kleinamöben liegen vom Entoplasma dicht umschlossen im Leib der großen Amöbe. Ein lichter Vakuolensaum wird nicht gebildet. Der so im Zelleib liegende Nahrungskörper ist oft vom Kern schwer zu unterscheiden; so daß solche mit Kleinamöben beladene Amöben auf den ersten Blick wie mehrkernige Amöben aussehen.

Abgetötete Bakterien als Amöbennahrung.

Von TSUJITANI [1]) stammt die Angabe, daß durch Hitze abgetötete Bakterien von Amöben aufgenommen werden.

Diese, wie mir scheint, bedeutsame Beobachtung des japanischen Autors ist, soviel ich sehe, wenig oder gar nicht beachtet worden. Ich kann dieselbe vollinhaltlich bestätigen. Man kann Amöben auf abgetöteten Bakterien zum Wachsen bringen und so Amöben auf sterilem Boden unbegrenzt weiter züchten.

TSUJITANI's Angabe ist von aphoristischer Kürze. Er sagt nur, daß er Amöben auf Bakterien zum Wachstum brachte, die bei 60° × 45 Minuten abgetötet waren. Was für Amöben und welche Art von Bakterien das waren, wird nicht angegeben.

Meine bisherigen Versuche erstrecken sich auf *Bact. coli*, Choleravibrionen, Proteus, Fluorescens, Sarcine und Hefe. Dieselben wurden

---

[1]) TSUJITANI Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 24 1898 S. 666.

auf Agarplatten gezüchtet, in etwas Wasser aufgeschwemmt, in Röhrchen abgefüllt und im Wasserbad erhitzt. Sie bilden alsbald einen dicken Bodensatz, der mit der Pipette abgehoben und auf Wasseragarplatten ausgestrichen wurde.

Wie bei allen Bakterien-Amöbenzuchtversuchen, so ist auch bei der Amöbenzucht auf abgetöteten Bakterien ständige Prüfung auf Reinheit und Sterilität bei jedem einzelnen Versuchsakte nötig. Wenn man nicht immer und immer wieder alle Versuchsglieder auf Reinheit und Sterilität nachprüft, kann man das Wunderbarste finden.

So wurde bei den nun folgenden Versuchen jedes Röhrchen, aus dem die abgetöteten Bakterien entnommen wurden, neu auf Sterilität geprüft. Jede Amöbenzucht, von der abgeimpft wurde, wurde ebenfalls immer wieder auf Sterilität geprüft. Von jeder Agarplatte, auf der Amöben gewachsen waren, wurde ebenfalls auf Agar und auf Bouillon abgeimpft, um zu sehen, ob Fremdbakterien eingedrungen waren oder nicht. Wenn man unter solchen Vorsichtsmaßregeln arbeitend zunächst bei 100° abgetötete Bakterien verwendet, so zeigt sich, daß die *Hartmannella aquarum* und *Valkampfia magna* solche ohne Schwierigkeiten aufnehmen und verdauen. Auch im Autoclaven bei 130° × 1 Stunde abgetötete Colibakterien, Sarcinen und Hefen werden von den genannten beiden Amöben glatt verzehrt und verdaut. Die Amöben wachsen und gedeihen gut auf den mit abgetöteten Bakterien oder Hefen beschickten Platten; das Nährmaterial wird aufgezehrt; Übertragung auf Folgeplatten geht an. Anders die Amöbe I, die Kleinamöbe und Schweineamöbe. Sie gehen auf den bei Siedehitze abgetöteten Colibakterien und Sarcinen sehr unsicher an und bringen es daselbst nur zu geringem oder gar keinem Wachstum. Dagegen wächst Amöbe I ganz gut und zuverlässig auf *Bact. coli*, die bei 56° × $1^1/_2$ Stunden abgetötet sind. Die Kleinamöbe gedeiht hier schon schlecht; die Schweineamöbe kommt gar nicht auf.

Die Kleinamöbe kann auf *Bact. fluorescens*, die bei 45° × $1^1/_2$ Stunde abgetötet sind, noch gezogen werden und so in steriler Zucht von Platte zu Platte weiter geführt werden.

Die Schweineamöbe versagt auch hier. Bisher habe ich von dieser Amöbe keine Sterilzucht erlangen können.

Man sieht, daß die Stufenleiter für die Verdauungsleistung der Amöben ungefähr dieselbe ist, sei es, daß es sich um schwerverdauliche lebende oder durch Hitze erstarrte Bakterien handelt. *Hartmannella aquarum* und *Vahlkampfia magna* stehen in der Leistungs-

fähigkeit an der Spitze; Kleinamöbe und Schweineamöbe stehen am Ende; Amöbe I nimmt eine Mittelstellung ein.

Die von abgetöteten Bakterien zehrenden Amöben können nun von Platte zu Platte überimpft werden und man erlangt so eine sterile Amöbenzucht. Um die Sterilität sicherer zu wahren, empfiehlt es sich, die Zucht in Röhrchen weiterzuführen. Man verwendet $^1/_8$ % Wasseragar. Derselbe wird verflüssigt, mit aufgeschwemmten Colibakterien versehen, in Röhrchen abgefüllt und durch Erhitzen auf 56° $\times$ $1^1/_2$ Stunden sterilisiert. Dann kommen die Röhrchen 1—2 Tage in den Brutschrank bei 37°. Sind sie verunreinigt, so sieht man Kolonien heranwachsen, bleiben sie gleichmäßig trüb, so sind sie steril. In diesem trüben Nährboden wachsen die Amöben. Sie dringen von der beschickten Oberfläche langsam in die Tiefe, was man bei Amöbe I an einer Aufhellung des Nährbodens erkennt. Amöbe I bildet in dem weich gallertigen Agar manchmal Flagellatenform. Nach 8 Tagen gehen die Amöben teilweise in Cysten über. Doch kann man nach 4—8 Wochen mit der Pipette immer noch bewegliche Amöben abheben.

Die in Röhren oder auf Platten gezogenen Sterilamöben sind nun der bequemste Ausgangspunkt für viele Versuche.

Zunächst ist klar, daß alle Überführungen der Amöbe auf eine Reinkultur irgendeines Bakteriums sich am einfachsten und sichersten ausführen lassen, wenn man von der sterilen Amöbenzucht ausgehen kann. Eine Agarplatte wird mit dem zu prüfenden Bakterium beschickt, ein Tropfen aus dem Röhrchen mit den Sterilamöben zugegeben und der Entwicklungsgang beobachtet. Dabei ist zu beachten, daß das Ergebnis um so klarer wird, je kleiner der übertragene Tropfen ist. Es wird in den übertragenen Tropfen immer neben den Amöben auch etwas Bakterienmasse aus der Sterilzucht mit auf die Platte übertragen. Von ihr geht eine leichte Amöbenvermehrung aus und die Amöben wandern über die Platte. Das beweist kein Amöbenwachstum auf Kosten des auf der Platte gebotenen Nährbodens. Erst wenn eine größere Massenvermehrung der Amöben stattfindet, wenn deutlich eine Aufzehrung des Nährmaterials auf der Platte sichtbar wird, und vor allem wenn erfolgreiche Übertragungen auf Folgeplatten gelingen, dann ist sicher, daß die Amöben das auf der Platte gebotene Nährmaterial auch angenommen haben. Das gilt für Versuche mit Bakterien, wie für Versuche mit Stoffen, wie Milch, Eigelb usw. Die oben mitgeteilten Ergebnisse, daß die Amöben Milch, Blut, Stärke, Eigelb nicht an-

nehmen, wurden auf die eben angegebene Weise gewonnen, ausgehend von der Sterilkultur der Amöben.

Gelöste Nahrung wird nicht aufgenommen.

Von besonderem Interesse ist es dann, ausgehend von der sterilen Amöbenzucht, zu prüfen, inwieweit die Amöben flüssiges Eiweiß und Pepton, sowie gelösten Zucker zum Wachstumsansatz verwenden können. Es wurden sterile Platten von 2% Traubenzucker, 10% Rinderserum, 1% Agar mit kleinen Mengen Sterilamöben beimpft. Die Amöben zehrten den Rest der mitübertragenen abgetöteten Bakterien auf, vermehrten sich demgemäß auch ein wenig. Sie wanderten auf der Platte umher, einige encystierten sich, andere wurden kleiner und kleiner und verschwanden. Eine Wucherung auf der Platte trat nicht ein. Nach 8 Tagen waren alle Amöben abgestorben, denn zugegebene Colibakterien konnten kein Wachstum mehr erwecken.

Ich habe diesen Versuch oftmals wiederholt und mich immer wieder davon überzeugt, daß auf dem sterilen Serum- und Zuckernährboden kein Amöbenwachstum stattfindet.

Es ist das gewiß auffallend, wenn man bedenkt, daß die Amöben als nackte Zellen, dem Zugang von gelöster Nahrung doch gewiß offenstehen sollten, um so mehr, als durch die Tätigkeit ihrer pulsierenden Vakuole ein ständiger den Zellleib durchziehender Flüssigkeitsstrom unterhalten wird.

Während also von Pütter[1]) und seinen Mitarbeitern die Anschauung vertreten wird, daß verwickelt gebaute Wassertiere wie Actinien und Copepoden einen beträchtlichen Teil ihres Nahrungsbedarfes durch Aufnahme von im Meerwasser gelösten Nährstoffen decken, sahen wir die nackten Amöben außerstande, dargebotenes, gelöstes Serumeiweiß zum Aufbau ihrer Leibesmasse zu verwerten.

Peptisches Ferment der Amöben.

Alle 5 untersuchten Amöben sondern ein peptisches Ferment ab. Man erkennt das, wenn man die Amöben auf einem Sarcinenährboden züchtet. Man sieht dann deutlich, daß an den Stellen, wo die Amöben gedrängt liegen, die angrenzenden Sarcinewürfel in Einzelkörner zerfallen. Die Amöben geben eine Absonderung ab, welche den Kitt zwischen den Sarcinekörnern auflöst. Das ist eben ein peptisches Ferment.

---

[1]) Pütter: Vergleichende Physiologie, Jena 1911, S. 278 ff.



Noch klarer wird das erwiesen, wenn man eine Amöbenzucht mit einem Gelatine nicht verflüssigenden Bakterium, also z. B. *Bact. coli* auf Gelatine ansetzt. Dann wird im gesamten Wachstumsbereich der Amöben die Gelatine verflüssigt. Ein derartiges Gelatineröhrchen an der Oberfläche mit *Bact. coli* + Amöben beimpft, zeigt langsam in die Tiefe dringende Verflüssigung. Löfflerserum wird nicht verflüssigt. [1])

Vielkernige Großzellen der Schweineamöbe.

Zum Schluß sei noch ein experimentell-morphologisches Ergebnis der Amöbenzucht auf reinem Bakterienboden mitgeteilt.

Wenn man die Schweineamöbe auf Colibakterien züchtet und setzt, wenn die Zucht einen 10—15 mm großen Wucherungshof bildet, dem Agar Traubenzucker zu, dann bilden sich an den Stellen, wo die Amöben in besonders dichten Colimassen liegen, unter dem Einfluß des zu diffundierenden Zuckers vielkernige Großzellen. Dieselben sind rund, 50—150 μ groß, haben meist keine Pulsvakuole, sehen anfangs licht, später leicht braungelb getrübt aus. Die Kerne liegen regellos zerstreut im Zelleib. Es finden sich alle Übergänge von 2—20 kernigen Zellen. An den Stellen, wo sich Großzellen bilden, steht das sonstige Amöbenwachstum still. Die angrenzenden kleineren Amöben ordnen sich oft zu Gruppen und gedrängten Haufen an. Nach 2—3 Tagen sind die so veränderten Amöben sämtlich abgestorben.

Hebt man aber mit dem Spatel eine mit frischen Großzellen besetzte Stelle der Agarplatte heraus und überträgt sie auf eine ungezuckerte Agarplatte, so bilden sich die vielkernigen Großzellen zurück. Nach 12—24 Stunden findet man dann nur noch gewöhnliche bewegliche mit Vakuolen versehene wandernde und sich teilende Amöben. Werden junge Großzellen von der Agarfläche, auf der sie starr und unbeweglich liegen, abgenommen und in Wasser gebracht, so zeigen sie alsbald lebhafte Amöbenbewegung, bei der die vielen Kerne im Zelleib durcheinander rollen. Die Bildung der vielkernigen Großzellen der Schweineamöbe auf gezuckerten Coliplatten ist eine Wirkung der daselbst gebildeten Milchsäure. Gezuckerte Platten mit Bakterien, welche keine Säure bilden, wie *Sarcine flava* oder *Coli anacidum* geben ungestörtes Amöbenwachstum in gewohnter Form. Andererseits kann man durch Zusatz von Milchsäure zu wuchernden Amöben ganz entsprechende Groß-

[1]) Vgl. die entsprechenden Beobachtungen von Beyerink an *Amoeba zymophila* im Centralbl. f. Bakt., I. Abt., 1896 Bd. 19, und von Pinoy an *Myxomyceten*-Amöben in Ann. Inst. Pasteur 1907 Bd. 21 p. 620.



zellen mit mehrfachen Kernen erzielen. Wirkt die Säure rasch ein, so kommt es zu glasiger Verätzung und gelblicher Verfärbung der abgetöteten Amöben. Wirkt sie dagegen langsam ein, so sieht man an den Strecken, wo die Verätzung in das Bereich des ungestörten Wachstums übergeht, große lichte Zellen mit 2—8 Kernen. Am nächsten Tag sind dieselben gelb, starr und abgestorben. Die vielkernigen Großzellen der Schweineamöbe sind also absterbende, verfallende Zellen, welche aber bei günstiger Behandlung der Erholung und Rückbildung zur gewohnten Form fähig sind.

Zu bemerken ist, daß nur die Schweineamöbe diese vielkernigen Großzellen bildet.

Bei keiner der 4 anderen Amöben konnte etwas dementsprechendes erzielt werden.

Vielkernige Amöbenformen, ganz den hier geschilderten entsprechend, haben Rh. Erdmann[1]) und W. Wherry[2]) gesehen.

Erdmann erhielt sie bei *Am. diploida* bei Zuchttemperatur von 25°.

Wherry's Amöbe war eine Limax-Vahlkampfiaart, welche einen 2 geißligen Flagellaten bildet. Die vielkernigen Großzellen bildeten sich bei Zucht auf eiweißhaltigem Bakteriennährboden.

Diagnostischer Wert der Züchtungsmerkmale.

Auf Grund der gefundenen Züchtungsunterschiede läßt sich für die obigen 5 Amöbenarten eine Aufstellung unterscheidender Züchtungsmerkmale machen. Jede Amöbenart hat ihre eigenen Züchtungsmerkmale, an denen sie wohl erkannt und von den anderen Amöben unterschieden werden.

Für unsere 5 Amöbenarten ergibt sich folgende Bestimmungstafel:

Hefen werden aufgezehrt	Amöben wandern 20—30 mm weit vom Impffleck über die Agarfläche		= *Vahlkampfia magna*
	Amöben wandern nur 10—15 mm weit		= *Hartmanella aquarum*.
Hefen werden nicht aufgezehrt	Coli bei $56^0 \times 1\frac{1}{2}$ Stunden abgetötet wird aufgezehrt		= Amöbe I
	Coli bei $56^0 \times 1\frac{1}{2}$ Stunden abgetötet wird nicht aufgezehrt	bildet auf Coli und Traubenzucker mehrkernige Großzellen	= Schweine-Amöbe
		bildet keine Großzellen	= Klein-Amöbe.

[1]) Erdmann, Rh.: Festschr. R. Hertwig. 1910, S. 323.

[2]) Wherry, Wm.: Arch. f. Protistenk. 31. 1913, 77.

Aus vorstehenden Ausführungen ergibt sich, daß es wohl lohnt, den von Frosch, Tsujitani und Mouton gegebenen Anregungen folgend die Amöbenzucht im Sinne einer immer weiter gehenden Reinheit zu bearbeiten. Ich zweifle nicht, daß mit den angegebenen Verfahren noch mancherlei Einblicke in den Lebensbetrieb der Amöben gewonnen werden können.

Bei dieser Arbeit genoß ich die Unterstützung aller Arbeitskräfte und Hilfsmittel des Frankfurter Hygienischen Instituts, was ich dankend hier erwähnen möchte. Hilfreich war mir auch Dr. Jollos in Berlin-Dahlem, Protisten-Abteilung des Kaiser-Wilhelms-Instituts für Biologie, durch Abgabe seiner Amöbenstämme und manchen lehrreichen Wink. Ich bin ihm dafür zu bestem Dank verpflichtet.

Photographien.

1. Amöbe I auf Heubazillen wachsend.
2. Große Nahrungsvakuolen von Amöbe I auf Sarcine.
3. Kleine Nahrungsvakuolen von Amöbe I auf Coli.
4. Wachstumswall von Amöbe I auf Coli.

Undulierende Saumgeißeln bei einer grünen Flagellate.

Von
A. Pascher (Prag).

(Hierzu 8 Textfiguren.)

Diese merkwürdige Monade verdient nach mehrfacher Hinsicht Interesse, da sie nicht nur von allen bisher bekannten Typen einzeln lebender Volvocales abweicht, sondern auch morphologische Parallelen zu anderen in ihrer Gestaltung merkwürdigen Flagellaten hat. Leider gestattete ihre geringe Größe nicht das Studium aller Einzelheiten.

Sie ist marin und kam mir leider nur sehr vereinzelt unter einer Masse anderer Flagellaten unter, die in einer Kultur mit Nordseewasser aufgingen, in der kleine Laminariastückchen langsam abfaulten. Der Organismus ist daher gewiß saprob. Seine Form läßt sich am besten mit einer flachgedrückten *Chlamydomonas* vergleichen. Die Zelle hat eine ausgesprochene Breite- und eine in ihren Dimensionen bedeutend geringere Schmalseite. Das Verhältnis der Breite zur Dicke ist annähernd 4 : 1. Von der Breitseite gesehen, ist die Zelle fast dreieckig, vorne fast spitz zusammenlaufend, basal aber recht breit abgerundet (Fig. 1); dabei ist die Zelle von dieser Seite gesehen hübsch sym-

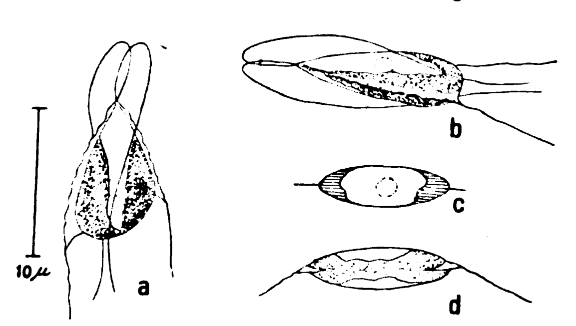


Fig. 1.
a) *Ulochloris* schief von oben. b) *Ulochloris* ganz von der Schmalseite. c) Schematischer Querschnitt annähernd in der Höhe des Zellkernes.[1]) d) *Ulochloris* vom Basalende.

[1]) Sämtliche Figuren nach lebenden Exemplaren gezeichnet.

metrisch. Von der Seite betrachtet ist unser Organismus sehr gestreckt eiförmig und ebenfalls breit abgerundet; hier kommt auch die außerordentliche Abflachung sehr deutlich zum Ausdruck.

Die Zelle besitzt keine ausgesprochene Hülle; es war auf keine Weise die Abhebung des Protoplasten von einer Wand zu erzielen. Gegen den Besitz einer differenzierten Hülle, ähnlich der der Chlamydomonaden, spricht auch die Art der Teilung.

Die Zellen besaßen einen großen, mächtigen Chromatophoren, der die beiden Schmalseiten breit auskleidete und sich auch über die beiden Breitseiten so weit hinzog, daß nur eine in ihrer Breite schwankende helle Zone freiblieb. Dagegen blieb der Chromatophor am Basalende auf eine schmale Zone beschränkt. So bestand der Chromatophor eigentlich aus zwei seitlich gelagerten Hälften, die basal zusammenhingen. Jede einzelne Hälfte war tief rinnenförmig. Es ist sehr leicht einzusehen, daß dieser Chromatophor mit der Glocken- oder Becherform der Chromatophoren der Chlamydomonadinen übereinstimmt und daß er seine spezielle Ausbildung resp. die Reduktion der der Breitseite anliegenden Seiten erst mit der Abflachung der Zelle erhalten hat. Wir werden gerade solche Chromatophoren noch mehrmals bei einzeln lebenden Volvocales verwirklicht finden und zwar nur bei solchen, deren Zellen ebenfalls sehr abgeflacht sind.

Das für die meisten Volvocalen charakteristische Pyrenoid war nicht vorhanden. Nichtsdestoweniger waren doch Stärkekörnchen im Chromatophoren nachweisbar. Der Kern lag zentral. Die pulsierenden Vakuolen fehlten völlig. Es steht dies völlig in Übereinstimmung mit anderen marinen Organismen ohne derbe Periplasten und Hüllen, die ebenfalls keine pulsierenden Vakuolen haben. Ein Augenfleck fehlte. Bis auf das auch bei anderen Volvocalen fehlende Stigma und Pyrenoid und die Hülle, stellt unser Organismus eine Zelle von solcher Form dar, wie sie bei Chlamydomonaden typisch ist; nur ist sie flachgedrückt. Das Merkwürdigste war nun die Art der Begeißelung. Darin steht die Monade völlig isoliert unter den gefärbten Flagellaten. Zunächst konnten relativ leicht zwei über körperlange Geißeln gesehen werden, die in der Ruhelage bogenförmig nach rückwärts geschlagen waren und annährend in der Symmetrieebene der Breitseite standen; zuerst schön aufgebogen, kamen sie sich dann näher und waren am Basalende nicht selten (in der Projektion) gekreuzt. Bei Schreckbewegungen wurden sie aber nach vorne geschlagen, und in dieser Stellung zeigten sie an getöteten Exemplaren eine schön geschwungene Form.

Nun liefen aber längs der schmalen Ränder von der Spitze Hülse zum Basalende ungemein zarte Säume, die sich nach rückwärts allmählich verbreiterten, am Ende etwas über das Basalende herübergriffen, jedoch ohne mitsammen in Verbindung zu treten. Diese zarten Säume setzten sich an den frei abstehenden Enden in eine feine Geißel fort, die ungefähr soweit reichte, als die anderen freien Geißeln. Bei sehr genauer Beobachtung ließ sich schon durch die Lichtbrechung erkennen, daß jedes dieser freien Enden das Ende einer Geißel war, die von der Spitze der Zelle den Seitensaum am Rande begleitete resp. ihren Rand darstellte. Wir haben demnach bei *Ulochloris* vier Geißeln, die je um 90° abstehen, oder besser gesagt, zwei Geißelpaare, wobei die beiden je einem Geißelpaar gemeinsamen Ebenen um 180° gegeneinander gedreht sind. Von diesen beiden Geißelpaaren ist eines frei: je eine freie Geißel auf der Bauch- und Rückenseite, bei einem Paare aber, dem Paare der Schmalseiten, ist je eine Geißel je mit einer Schmalseite durch einen schmalen Saum verbunden und erst am Ende frei.

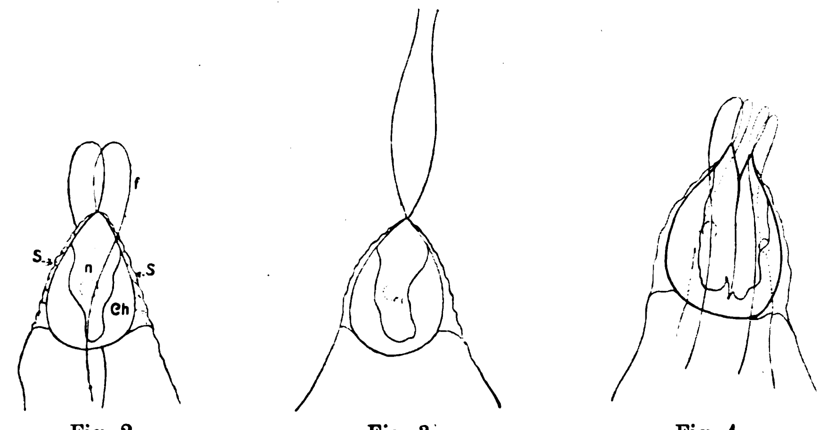


Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 2. Schematische Übersicht über die Organe der Zelle von *Ulochloris*.
S = Saumgeißeln; f = freie Geißeln; n = Kern; Ch = Chromatophor.
Fig. 3. *Ulochloris* mit nach vorne geschlagenen Geißeln (Zelle schemat.).
Fig. 4. Teilungsstadium schief von oben.

Die Bewegung ist auffallend. Die Monade schwimmt gleich gut vor wie rückwärts. Auf die raschen sprunghaften Schnellbewegungen, die durch ein plötzliches Vorschlagen der sonst in der Ruhe nach rückwärts gerichteten Geißeln hervorgerufen werden, deutete ich bereits hin. Schwimmt der Organismus nach vorwärts, so bleiben die Geißeln nach rückwärts gerichtet; wenn nach rück-

wärts, so stehen die Geißeln nach vorne (Fig. 3). Leider waren nähere Details der Geißelbewegung nicht zu erkennen. In beiden Fällen aber zeigten die beiden Säume undulierende Bewegung, die sich auch auf ihre freien Geißelenden übertrug. Bei richtigem Schwimmen stand die Breitseite parallel zur Bewegungsrichtung, die Zelle selber schwankte dabei.

Die Vermehrung erfolgte durch direkte Längsteilung. Ich sah zwar nicht eine geschlossene Reihe von Stadien, aber es kamen doch manchmal Formen unter, die die beiden freien Geißeln (Fig. 4) schon verdoppelt hatten, bei denen der Chromatophor sich bereits durchspaltete, und das Vorderende in zwei Spitzchen mit je zwei freien Geißeln geteilt hatte. Danach erfolgt also die Längsteilung entsprechend der Symmetrieebene, die durch die Breitseiten geht.

Aus der Teilung ergibt sich auch die systematische Stellung. Die einzelligen Organismen der grünen Flagellatenreihe der Volvocales zerfallen in zwei sehr ungleiche Gruppen: die Polyblepharidinae und die Chlamydomonadinae. Letztere besitzen eine differenzierte Cellulosehaut, die sich bei der Teilung nicht mitteilt, sondern innerhalb welche 2 oder mehrere Teilprodukte geliefert werden und die als Schwärmer die Mutterzellhaut verlassen. Bei der Polyblepharidinen dagegen fehlt die separate Cellulosehaut, sie teilen sich durch direkte Längsteilung in zwei Tochterzellen auf, die sich voneinander trennen, so wie es ja bei den meisten anderen Flagellaten der Fall ist. Als Beispiel findet man gewöhnlich *Pyramimonas* einerseits, *Chlamydomonas* andererseits angegeben. Im übrigen stehen sich beide Teilungsweisen nicht unvermittelt gegenüber, sondern sind durch Übergänge verbunden.

Daß *Ulochloris* zu den Volvocales gehört steht fest, die Beschaffenheit des Chromatophors, die Stärkeassimilation, die Begeißelung weisen unbedingt hierher. Da sie sich direkt durch Längsteilung vermehrt, so ist sie unzweifelhaft bei den Polyblepharidinen einzustellen, die eigentlich nicht sehr formenreich, ihren Namen deshalb erhalten haben, weil sie gewöhnlich mehr als die zwei oder vier Geißeln der übrigen Volvocalen haben.

Danach stellt also *Ulochloris* eine Sonderentwicklung unter den Polyblepharidinen dar, einerseits charakterisiert dadurch, daß der Leib des Organismus eine starke dorsiventrale Abplattung erhalten hat, andererseits durch die merkwürdige paarweise Differenzierung der vier Geißeln, von denen zwei frei, zwei aber durch zarte, undulierende Säume mit dem Protoplasten verbunden sind.

Es ist nun bemerkenswert, daß in bezug auf die erste Eigenschaft wir auch unter der viergeißeligen *Carteriaceae* wie auch unter den zweigeißeligen *Chlamydomonadaceae* parallele, ebenfalls stark abgeplattete Formen kennen. Bei den *Carteriaceae* die merkwürdige *Scherffelia* Pascher, die von Perty als *Cryptomonas dubia* das erstemal angegeben, von Scherffel wiedergefunden bedingt zu *Carteria* gestellt wurde, bis sie dann (Fig. 5) genauer studiert werden konnte. Auch *Scherffelia* ist sehr dorsiventral abgeplattet, im Umriß aber mehr verkehrteiförmig. Sie ist mit einer festen Membran bekleidet, die bei einer Art (*Scherffelia phacus* Pascher) an den beiden Schmalseiten kielartig verbreitert ist. Leider war es keinem der drei Beobachter (Perty, Scherffel und mir) möglich, die genaue Stellung der vier Geißeln zu erkennen. Cavers zeichnet in seiner Arbeit schematisch vier Geißeln. Er läßt sich nur sagen, daß sie gewiß nicht so liegen.

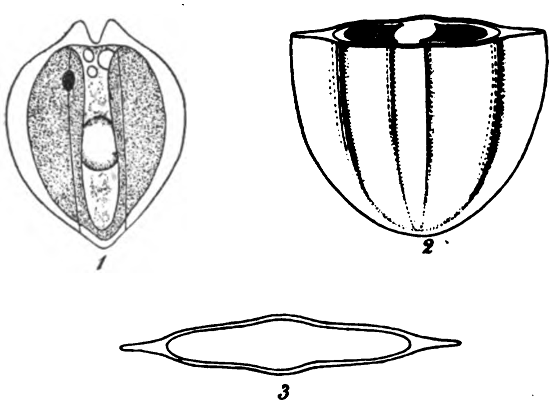


Fig. 5. *Scherffelia phacus* Pascher.

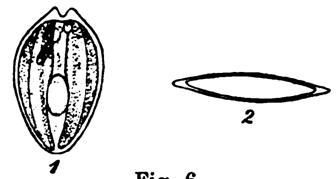


Fig. 6. *Scherffelia dubia* Pascher.

Bei den *Chlamydomonadaceae* ist es die erst vor kurzem beschriebene *Scourfeldia* West, die ebenfalls derart abgeflachte Zellen besitzt (Fig. 7).

Mit diesen beiden dorsiventralen Gattungen *Scherffelia* und *Scourfeldia* hat unsere Polyblepharidine die Form des Chromatophoren völlig gemeinsam: auch hier sind rinnenförmige Gebilde, die an den Schmalseiten stehen, die Breitseiten median frei lassen, bei *Scherffelia*, spez. bei *Scherffelia dubia* Pascher, sogar in zwei seitenständige aufgelöst sind.

Es ist dies deshalb bemerkenswert, da es zeigt, daß bei der Abflachung der Protoplasten auch bei ganz verschiedenen Gattungen die gleichen Chromatophorenveränderungen (Fig. 8) zustande kommen können, die schließlich mit der Auflösung in einzelne Platten enden. Wie dieser Übergang geschieht, zeigt die nachstehende Figuren-

(Fig. 8) reihe deutlich, bei der eine halbflache *Carteria* zwischen den runden und flachen Beispielen eingeschoben ist.

Möglicherweise hängt mit der Betonung der Breitendimension der Chromatophoren auch die merkwürdige Tatsache zusammen, daß weder bei *Scherffelia* noch bei *Scourfeldia* und auch nicht bei *Ulochloris* Pyrenoide vorhanden sind.

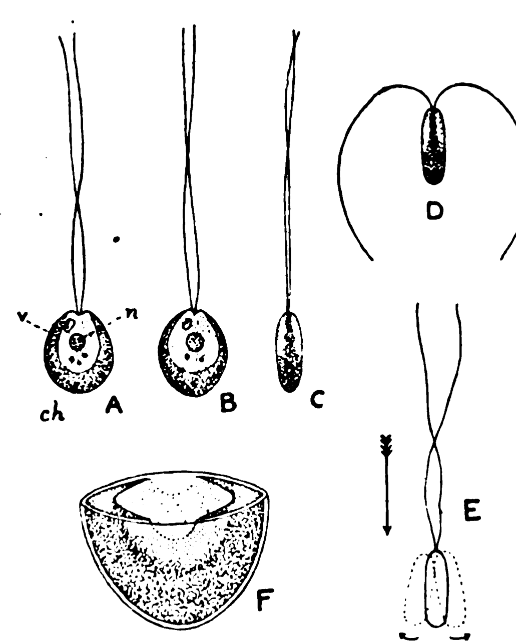


Fig. 7. *Scourfeldia complanata* West.

Unter den Polyblepharidinen, bei denen eigentlich nur morphologisch abweichende Typen wie *Pyramimonas* (Parallelform unter den Chlamydomonaden *Bracchiomonas*), *Gyraster* stehen, hat *Ulochloris* keinen näheren Anschluß. Sie steht sowohl in bezug auf Begeißelung, wie auch Abplattung isoliert.

Ulochloris ist marin. Da sie sehr klein ist, 8—11 μ Länge, so kann sie leicht übersehen werden, ebenso wie auch die beiden undulierenden Säume nur bei sehr starker Vergrößerung sichtbar werden.

Auf eine Beziehung möge noch hingewiesen werden. Undulierende Saumgeißeln, die dem Protoplasten ansitzen sind unter den Flagellaten nicht vereinzelt. Das bekannteste Beispiel sind die Trypanoplasmen, bei denen die eine Geißel frei ist, die andere aber durch einen schmalen Saum verbunden den metabolierten Protoplasten der Länge nach begleitet, um schließlich ebenfalls frei zu enden.

Es ist auffallend, daß derartige Saumgeißeln nur in Salzlösungen auftreten, die Trypanosomen und Trypanoplasmen in der Blutflüssigkeit, *Ulochloris* im Meerwasser, — also in Flüssigkeiten, die ja ziemlich weitgehende Übereinstimmungen haben.

Da das Experiment gezeigt hat, daß bei den Trypanosomen bei entsprechender Kultur die Saumgeißel zu einer freien Geißel wird,

so liegt die Annahme einer morphogenetischen Beziehung zwischen dem Vorkommen von Saumgeißeln und der Lebensweise der betreffenden Organismen nahe.

Herr Kollege HARTMANN macht mich aufmerksam, daß auch die Trichomonaden-Saumgeißeln mit denen von *Ulochloris* übereinstimmen.

An eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen *Ulochloris* resp. den Polyblepharidinen und den Trypanosomen, Trypanoplasmen wie Trichomonaden, möchte ich nicht denken. Es handelt sich wohl mehr um eine Konvergenzausbildung in den Geißeln.

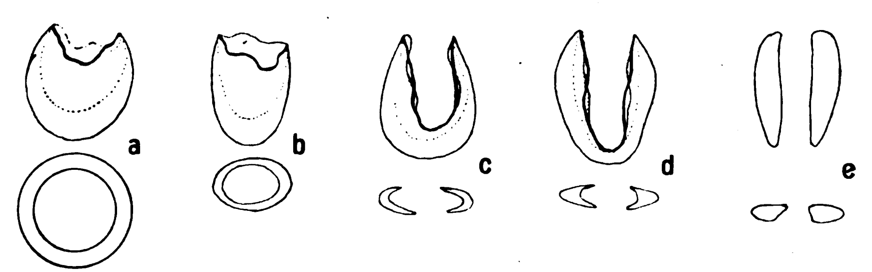


Fig. 8. Entstehung flacher und plattenförmiger Chromatophoren aus dem muldenförmigen Chromatophoren der Chlamydomonaden. a) *Chlamydomonas* spec.: Chromatophor topfförmig, Querschnitt rund, gleichmäßig dick. b) *Carteria subplana* PASCHER: Chromatophor topfförmig, Querschnitt elliptisch; Chromatophor an den Schmalseiten verdickt, an den Breitseiten stark verdünnt. c) *Ulochloris oscillans* PASCHER: Chromatophor stark zusammengedrückt, an den Breitseiten fast völlig fehlend, nur an der Basis zusammenhängend; die beiden Lappen stark rinnenförmig. d) *Scherffelia phacus* PASCHER: die beiden Chromatophorenlappen, durch immer weitergehenden Schwund der Chromatophorenbreitseiten, nur mehr schwach zusammenhängend; Lappen schwach rinnenförmig. e) *Scherffelia dubia* PASCHER: die beiden Chromatophoren bereits völlig getrennt, völlig plattenförmig, rinnenförmige Vertiefung der nach innen gerichteten Schmalseiten nicht mehr vorhanden, der Organismus besitzt zwei plattenförmige Chromatophoren, die durch die Übergänge b, c, d, sehr schön mit a verbunden sind.

Der vorliegende Organismus sei als *Ulochloris oscillans* nov. gen. nov. spec. bezeichnet.

Bezüglich der Literatur über die hier erwähnten Volvocalen verweise ich auf das demnächst erscheinende Heft V. Volvocales meiner Süßwasserflora (Fischer-Jena) — bearbeitet von A. PASCHER und H. PRINTZ.

Prag, Mitte Juli 1916.

Drei Anregungen für die Darstellung der Protistenuntersuchungen.

Von
A. Pascher (Prag).

(Mit 1 Textfigur.)

A.

Es möge jeder entwicklungsgeschichtlichen, cytologischen, wie physiologischen Untersuchung an Protisten, ganz selbstverständlich aber jeder Neubeschreibung, eine möglichst genaue bildliche Darstellung des betreffenden Organismus im charakteristischen vegetativen Zustande beigegeben werden.

Veranlaßt zu dieser Anregung werde ich dadurch, daß in vielen entwicklungsgeschichtlichen, cytologischen und physiologischen Arbeiten kaum noch einwandfrei festgestellt werden kann, mit welchem Organismus gearbeitet wurde. Dies ist in vielen Fällen um so schmerzlicher, als wir immer mehr zur Einsicht kommen, daß manche Protistengattungen und Arten ganz künstlich gebildet sind und in ihren „Einzelstadien" manchmal ganz verschiedenen Reihen angehören. Dadurch, daß das Untersuchungsobjekt aber oft nicht mehr einwandfrei sichergestellt werden kann, ist jede Nachuntersuchung unmöglich. Diese Schwierigkeit trifft nicht nur für die Protisten zu. Ich ver-

weise darauf, daß einzelne physiologische Ergebnisse an Samenpflanzen nur deshalb der Nachprüfung nicht standhielten, weil die einzelnen Autoren mit verschiedenen Rassen arbeiteten. Nun ist ja bei den höheren Pflanzen eine systematische Kontrolle relativ leicht, bei den niederen ist diese aber fast unmöglich, wenn nur ein bloßer Name als Anhaltspunkt gegeben wird. Ich möchte hier ein einziges Beispiel erwähnen. Eine der am häufigsten untersuchten Euglenen ist *Euglena viridis*. Ganz abgesehen davon, daß alle möglichen Arten mit diesem Namen bezeichnet werden — ich erhielt gelegentlich einer Umfrage von neun Personen „*Euglena viridis*" zugesandt, in keinem einzigen Falle war es diese Art —, so ist die Sache hier deshalb komplizierter, weil sich *E. viridis* aus 3—4 verschiedenen Rassen zusammensetzt, die sich morphologisch nicht sehr, ökologisch aber beträchtlich unterscheiden. Nun wurde bis in die allerletzte Zeit *Euglena viridis* speziell cytologisch untersucht. Fast keiner der Autoren gibt eine genaue bildliche Darstellung des lebenden Objektes, mit dem er arbeitete. Dabei weichen ihre Untersuchungsergebnisse bedeutend voneinander ab. Es mögen bei diesen Abweichungen gewiß Beobachtungsfehler mitspielen, aber die zunächstliegende Frage, ob die einzelnen Autoren mit demselben Organismus arbeiteten, ist nicht entschieden und wird nicht entscheidbar, und es brauchen die Untersuchungsresultate sich von vornherein gar nicht auszuschließen, die Autoren können ja tatsächlich mit verschiedenen Rassen, die sich auch cytologisch nicht völlig decken, gearbeitet haben. Dasselbe gilt aber auch, ich greife nur Einzelnes heraus, für *Cryptomonas*, *Chilomonas* usw.; in den meisten Untersuchungen über diese Organismen ist das Objekt gar nicht eindeutig erkennbar gemacht.

Daß für allgemeine, entwicklungsgeschichtliche Fragen die Beigabe erkennbarer Figuren notwendig ist, erhellt von selbst; wie selten geschieht es aber!

Eine Reihe neubeschriebener Arten sind nur mit Abbildungen cytologischer Präparate veröffentlicht, wie sollen diese jemals einwandfrei wiedererkannt werden; dabei handelt es sich nicht nur um parasitische, schwer deutlich erhaltbare Formen, sondern auch um freilebende, die so leicht gezeichnet werden können. Die beigegebenen Figuren sollen immer einfach und klar sein, eine einfache Federzeichnung sagt einem oft mehr als die beste Mikrophotographie; und wie viel schlechtes Zeug wird als „Mikrophotographie" reproduziert!

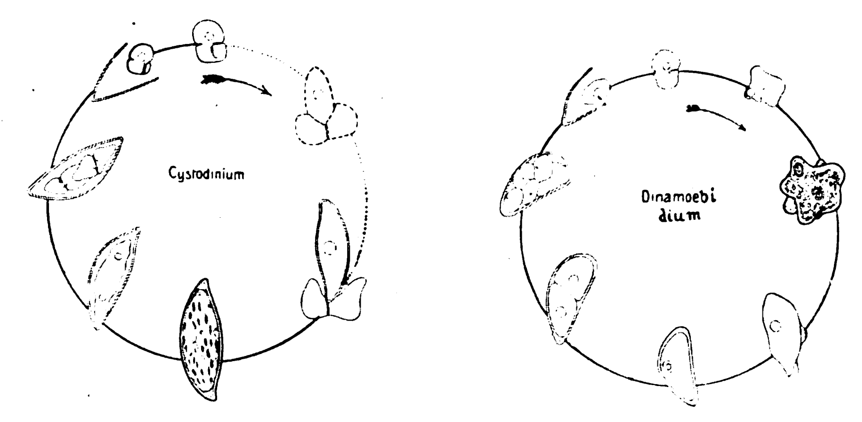
B.

In jedem Entwicklungsschema oder Entwicklungscyklus möge das charakteristische, vegetative Stadium zeichnerisch so hervorgehoben werden, daß es sofort als solches erkennbar ist. Zu diesem Zwecke erlaube ich mir vorzuschlagen, daß dieses Stadium zeichnerisch mehr durchgeführt werde und die charakteristischen Einzelheiten enthält, während die anderen Stadien bloß in Umrißlinien dargestellt sind und nur, wenn unumgänglich notwendig, einzelne Details angedeutet haben. Durch diese verschiedene Ausführung springt dann das charakteristische, vegetative Stadium sofort in die Augen!

Die übliche Form der Cyklen leidet an ihrer Unübersichtlichkeit, man sieht den Wald vor lauter Bäumen nicht und umgekehrt. Das kommt daher, daß in den Cyklen alle Stadien in gleicher Weise ausgeführt sind. Darüber wurde bereits mehrfach geklagt. Ich vermag nicht zu sagen, inwieweit bereits Vorschläge gemacht wurden. Man könnte ja zunächst daran denken, dem charakteristischen, vegetativen Stadium ein für allemal eine bestimmte Stelle im Cyklus, z. B. oben oder unten, zu geben. Das wäre aber nur dann möglich, wenn bei nahe verwandten Eormen immer dasselbe Stadium des Cyklus charakteristisch als vegetatives hervorträte. Das ist aber nicht der Fall, im Gegenteil, es treten oft bei ganz nahe verwandten Gattungen ganz verschiedene Stadien als vegetativ charakterisierend auf. Ich gebe als Beispiel hierfür die Entwicklungscyklen zweier Organismen aus der Verwandtschaft der Dinoflagellaten wieder: *Dinamoebidium* Pascher und *Cystodinium* Klebs. Die fast völlige Übereinstimmung dieser beiden Entwicklungscyklen fällt sofort auf, und trotzdem sind hier ganz verschiedene Stadien vegetativ charakterisierend. Bei *Cystodinium* ist das bei *Dinamoebidium* bloß vorübergehend gebildete Cystenstadium dasjenige geworden, in dem der Organismus „lebt", *Cystodinium* ist dadurch cellulär geworden und lebt wie eine Pflanze holophytisch mit CO_2-Assimilation. Bei *Dinamoebidium* ist das bewegliche Stadium das eigentlich vegetative Stadium: *Dinamoebidium* lebt im Gegensatze zu *Cystodinium* animalisch, hier ist dadurch das bewegliche, amöboide Stadium vegetativ charakterisierend geworden und das „celluläre" Stadium, das das Leben von *Cystodinium* charakterisiert, ist nur ganz vorübergehend gebildet!

Das geht aber aus dem Vergleich der beiden Cyklen infolge der Art der Darstellung sofort hervor: wir erkennen aus dieser Art der Darstellung nicht nur sofort das charakteristische vegetative Stadium als solches, sondern auch sofort welches Entwicklungsstadium beim einzelnen Organismus „vegetativ charakteristisch“ geworden ist.

Diese leichte Übersicht wäre aber nicht möglich, wenn das charakteristische vegetative Stadium nur dadurch erkennbar würde, daß es an einer ganz bestimmten Stelle des Umlaufes zu stehen hätte.



Darstellung der Entwicklungscyklen von *Cystodinium* Klebs und *Dinamoebidium* Pascher.

Bei *Cystodinium* Klebs ist das „celluläre“ unbewegliche Cystenstadium im Leben dominierend geworden, es ist das charakteristische vegetative Stadium. Bei *Dinamoebidium* ist dagegen im Leben dominierend und charakteristisch vegetativ das bewegliche amöboide Stadium, während das für *Cystodinium* charakteristische unbewegliche Cystenstadium nur vorübergehend gebildet wird. Diese vegetativ charakterisierenden Stadien sind im Gegensatz zu den anderen völlig ausgeführt und fallen sofort aus dem Cyklus heraus. Ferner geht aus der Art der Darstellung sofort hervor, daß bei beiden Organismen völlig verschiedene Stadien vegetativ charakterisierend sind, die Stelle der charakterisierenden vegetativen Stadien ist in den beiden Cyklen nicht dieselbe, sondern ganz verschieden. Bei *Dinamoebidium* sind alle Stadien beobachtet worden, sie sind als solche wie in ihrer genetischen Reihenfolge durch kontinuierliche Beobachtung sichergestellt. Daher sind die einzelnen Stadien durch geschlossene Linien verbunden, wie auch jedes einzelne Stadium durch geschlossene, nicht unterbrochene Umrißlinien umrissen ist. Bei *Cystodinium* ist ein Stadium rechts oben nicht in dieser Form beobachtet, sondern sinngemäß interpoliert, dieses Stadium hat daher unterbrochene Umrißlinien, seine Verbindung zu den anderen Stadien wird im Gegensatz zur sonstigen geschlossenen Verbindung durch punktierte Linien hergestellt.

C.

Bei der schematischen Wiedergabe der Entwicklungscyklen möge immer genau ausgedrückt werden, welche Einzelstadien einwandfrei sichergestellt und welche bloß hypothetisch sind. Am besten geschähe es in der Weise, daß die ersteren mit voll ausgezogenen Umrißlinien, letztere aber bloß mit punktierten Umrißlinien gezeichnet werden. Dabei sollen Stadien, deren genetische Aufeinanderfolge einwandfrei sichergestellt ist, durch ausgezogene Linien, solche aber, deren genetische Aufeinanderfolge nur vermutet wird, durch punktierte Linien verbunden werden. Ich verweise auf die beigegebenen Cyklen von *Dinamoebidium* und *Cystodinium*.

Es scheint mir, als ob sich auf diese Weise leicht ein Einblick in den realen Wert eines Cyklus gewinnen ließe. Ich kann mich des Eindruckes nicht erwehren, als ob die meisten Entwicklungscyklen, speziell diejenigen, die nicht durch kontinuierliche Beobachtung, sondern durch Komposition aus subjektiv eingewerteten Präparaten zustande gekommen sind, einen Wahrscheinlichkeitswert haben, dessen oft verschwindende Größe nicht immer klar durch die Darstellung zum Ausdrucke kommt. Und da die Entwicklungscyklen als solche mehr der Gedankenökonomie dienen, als sie Wirklichkeit darstellen, so verbindet sich mit der nicht genügend abgestuften Darstellungsweise eine doppelte Gefahr. Ich muß ehrlich sagen, daß ich manche der „gesicherten" Entwicklungscyklen für falsch halte, nicht bloß in bezug auf die Reihenfolge der Stadien, vielmehr auch, weil mir manchmal Organismen ganz verschiedener Zugehörigkeit in einzelnen dieser Cyklen vereinigt zu sein scheinen, so daß ihnen jeder reale Gegenwert mangelt. Besonders scheint mir das der Fall zu sein, wo die Cyklen bloß auf gefärbte Präparate zurückgehen, oder bei der Lebendbeobachtung einfache Wahrscheinlichkeitsprinzipien vernachlässigt werden und Beziehungen zwischen zwei verschiedenen Organismen rein suggestiv entstehen. Ich erinnere an die versuchte Annahme direkter genetischer Beziehungen zwischen Bodonen und einer Dinoflagellate. Und wie viele Cyklen lassen sich genau so gut vor- wie rückläufig lesen,[1]) oft wird als Copulation angesehen, was nichts anderes als ein Teilungsstadium ist; die meisten Angaben

[1]) Dies ist immer ein verdächtiges Zeichen!



über die Sexualität niederer Protisten, die in den letzten Dezennien gemacht wurden, bedürfen aber einwandfreiester Nachuntersuchung.

Aus all dem ergibt sich eine Darstellungsform der Cyklen als notwendig, die sofort erkennen läßt, was gesichert, hypothetisch oder bloß interpoliert ist. Was leider nie zum Ausdruck gebracht werden kann (obwohl mir dies das notwendigste schiene), ist, was der Optimismus des Forschers in die Cyklen hineinarbeitet; mancher Cyklus würde bedenklich unsicher aussehen, käme auch dieser Umstand zum Ausdrucke!

Juli 1916.

Notes on the Specific and Other Characters of *Amoeba proteus* Pallas (Leidy), *A. discoides* spec. nov., and *A. dubia* spec. nov.

By

A. A. Schaeffer,

Zoological Laboratory, University of Tennessee, Knoxville.

(With 8 figures in the text.)

Sometime ago while carrying on feeding experiments with the more common fresh water amebas I noticed striking differences in the character of the endoplasm and the ectoplasm of different individuals, and also in their behavior toward various food substances. When I first noticed these differences I inclined to regard them as the effects of special agencies in the environment. But as I continued with my experiments these differences began to define themselves more clearly and finally it occurred to me to determine definitely whether they were actually modifications or whether they were not perhaps hereditary. After some trials I hit upon a successful method for pedigreeing these amebas, and the result of the work was that the species *Amoeba proteus* of Pallas and Leidy, as commonly recognized, was found to consist in reality of two species with definite characters which breed true during vegetative reproduction. An examination of the published works of Leidy and of the great work of Penard (1902) on the Rhizopods of the Leman basin showed that there is considerable confusion as to just what species of ameba the name *Amoeba proteus* really designates. I therefore examined both the descriptions and the organisms in considerable detail and applied the best recognized tests, that of priority and



adequacy in the descriptions and that of individual breeding of the organisms, in arriving at the facts of the case, and I record herein the conclusions of this study as they presented themselves to me.

Up to the time of the establishment of the Natural Selection Hypothesis, about fifty species of amebas had been named and described. Maggi (1876) records forty-four species named up to the time of his paper, but of these he could justify only sixteen. Leidy (1879), in part perhaps influenced by the natural selection discussions, believed that many of the species of amebas represented only modifications induced by environmental conditions, and he further reduced the number of species in his great work to four. But since then the number of species as described has rapidly increased again until there are now about fifty species of free living amebas recognized; while the systematics of the parasitic forms is in too chaotic a condition for anyone to pretend to say how many species of amebas have been described in this group, but the number of them may also be large (see papers by Craig, Darling, Hassal, Crawley, Calkins, v. Prowazek, in Trans. Intern. Cong. Hygiene and Demography, 1912).

The chief reason why Maggi and Leidy threw out so many species was doubtless because of inadequate descriptions, most of the descriptions up to their time being based on the most variable character found in amebas, — that of the shape of the body.

The names of *Amoeba diffluens* Müller, *A. princeps* Ehr. and Duj., *A. ramosa* Fromentel, *A. communis* Duncan, seem all applicable to the same species of ameba. This confusion of naming and description Leidy sought to eliminate by proposing a new name, really Pallas' old specific name, *Amoeba proteus*, and by describing the organism to be known by this name in much greater detail than had been done theretofore. Although his description is somewhat imperfect from the present point of view, he nevertheless mentions two important characters which enable one to identify an *Amoeba proteus* at once. These are a discoid nucleus, and longitudinal "folds" in the ectoplasm.

Leidy's diagnosis of *A. proteus* is as follows:

"Species comparatively large, nearly colorless, or more or less black by transmitted light, pale yellowish by reflected light; spheroidal or ovoidal when at rest; very variable and ever changing in shape when in motion, ordinarily ramose, palmate or radiate; comparatively active, creeping, with a disposition to differentiate into an anterior and a posterior region. Pseudopods digitate, simple or

branching, and blunt, sometimes tapering and pointed. Posterior part of the body in contraction receding in the advancing pseudopods, sometimes assuming a mulberry-like appearance. Nucleus usually single, discoid, habitually posterior. Contractile vesicle usually single and large, habitually behind the former. Ectosarc thinly differentiated. Endosarc finely and coarsely granular, with many and varied elements, contributing in its flow to the extension of the pseudopods (p. 31).

Occasionally clearer and wider expansions than usual of the ectosarc appear at the root of a pseudopod, or like a web in the crotch of a pair of pseudopods ... Similar expansions at times extend as longitudinal folds along the body and principal pseudopods ... (p. 39).

An important element of the endosarc is the nucleus, seen in most of the figures of pls. I and II. It usually occupies a position posterior to the middle of the body, but may be shifted to almost any other position in the movements of the animal. Mostly it appears as a rather conspicuous compressed spheroidal, or thick discoid body, with the broad surfaces somewhat convex, flat, or slightly depressed, and the border rounded. It is often surrounded by a clear halo, apparently consisting of a globular envelope of clear protoplasm. In different Amoebae of various sizes, and from different localities, the nucleus presents considerable range in size. In a number of characteristic individuals it measured about $^{1}/_{500}$ th of an inch in width and from one-half to two-thirds the thickness of the width. In others it ranged from half the size indicated to one fifth greater diameter (p. 41)."

Penard (1902), on the other hand, states that in his opinion the *A. proteus* is characterized by an ovoidal or ellipsoidal nucleus.

"Pour moi, je considérai ici comme *Amoeba Proteus* typique une grande Amibe, très changeante dans sa forme, développant suivant le moment de longs pseudopodes droits ou rameux, ou bien susceptibles parfois de prendre la forme *limax*, et renfermant toujours un noyau unique, volumineux et ovoide. C'est ce dernier caractère qui peut être considéré comme le plus important: *l'Amoebe proteus* type a toujours un noyau ovoide (p. 58).

Le noyau est toujours unique et assez volumineux (35 μ environ); toujours également ovoide ou ellipsoidal, mais s'il est vu suivant la direction du grand axe, il se montre alors naturellement arrondi (p. 59)."

To avoid misunderstanding which apparently has existed in

the past it may be worth while to recall that a discoid body is quite different in shape from an ovoid or ellipsoid body. A discoid body is generated by revolving a semi-ellipse around its short diameter as an axis, while an ovoid body is produced by revolving a semi-ellipse around its long diameter. A discoid is a sphere compressed from two opposite sides, the poles; while an ovoid is a sphere compressed around its equator. Both discoid and ovoid bodies are alike in this however; each has an oval (equatorial) view, and a rouud (polar) view. In a discoid the diameter of the round view is the same as the long diameter of the oval view; in the ovoid the diameter of the round view is the same as the short diameter

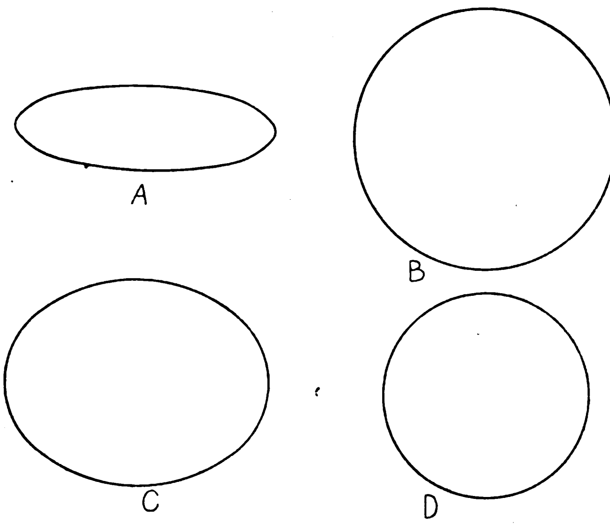


Fig. 1. Diagrams of discoid and ovoid ameban nuclei showing both polar and equatorial views. All figures are drawn to the same scale. A, diagram of an equatorial view of a typical discoid nucleus of an *A. proteus* 43 μ in diameter and 14 μ thick; B, polar view of the same nucleus; C, equatorial view of a typical ovoid nucleus of an *A. dubia* 43 μ diameter and 34 μ thick; D, polar view of the same nucleus. (I am indebted to Mr. H. F. BAIN for drawing this figure.)

of the oval view. Thus even if the oval views of a discoid and an ovoid are exactly the same in shape and size, the round views would nevertheless differ in size. A reference to text figure 1 will bring out these points clearly.

PENARD's description of *A. nitida* corresponds closely with LEIDY's *A. proteus* except in so far as the nucleus is concerned; but as we shall see below, the nucleus as described by PENARD is probably to be looked upon as an old stage of the discoid nucleus as described

by Leidy. Penard's *nitida* therefore corresponds in all essential particulars to Leidy's description of *proteus*. Penard says (p. 61) that Leidy's fig. 9, pl. 2 "represents the nucleus so characteristically" of his *nitida;* but Penard is entirely mistaken in this, for Leidy's figure shows a perfect discoid nucleus with smooth concave sides and without folds, while Penard's figures of the nuclei all have pronounced infoldings. I cannot understand how Penard came to make this erroneous comparison.

It is quite likely that Leidy figured several species as now recognized under his *proteus;* it is indeed impossible that in his researches he should not have seen such a common form as for example the *proteus* of Penard. I have looked over all the figures which Leidy has drawn to represent *A. proteus*, and there is only one which might be maintained with reasonable certainty to represent Penard's *proteus*, and that one is fig. 4 of pl. 2. The general shape, size, endoplasmic contents of this ameba, the shape and size of the nucleus and of the contractile vacuole, all agree closely with the *proteus* of Penard. The size of the chromatin granules in the nucleus however, do not correspond for Leidy figures these as from 4 to 5 in diameter, which is very much greater than these are usually in this form. Since Leidy drew the granules in his other nuclei of *A. proteus* only half or less than half as large as these, the size of the granules must be thought to have significance; and therefore, since such uniformly large granules have not hitherto been recorded for the nucleus of this species, we cannot conclude with certainty that this represents Penard's *proteus*. Figs. 3, pl. 2, and 8, pl. 1, might also represent individuals of Penard's *proteus*, but in the absence of definite data on the nucleus, their specific reference is uncertain. The fact that in the description of the figures of *A. proteus* Leidy gives the precise measurements of the oval nucleus of fig. 4 pl. 2, and does not give the measurements of the nuclei of the other *proteus* amebas, indicates that he considered this form of nucleus as unusual or atypical.

On the other hand the following of his figures represent what was to be regarded as an autonomic group, because of their general shape and size, and especially because they possess a discoid nucleus: pl. 1, figs. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7; pl. 2, figs. 1, 2, 5, 6. The other figures of amebas on these plates have uncertain reference.

The evidence then indicates clearly that Leidy considered the shape of the nucleus of *Amoeba proteus* as typically discoid; but Penard in his discussion of the various species of amebas makes

no reference to the fact that LEIDY described the nucleus of *proteus* as typically discoid.

PENARD however described a different ameba with an ovoidal nucleus under the name *Amoeba proteus.*

According to the rules of priority, therefore, the specific name of *proteus* as applied by PENARD is untenable, having been previously used by LEIDY, and I therefore suggest the specific name *dubia* for the organism named *proteus* by PENARD.

A review of the complicated nomenclatorial question concerning the name *Amoeba proteus* before 1879 does not seem apropos here. But for such a review reference may be made to MAGGI (1876) and LEIDY (1879) where this question is discussed fully.

As has already been mentioned in the first paragraph of this paper, the species *proteus* correctly described is not autonomic, as my work on breeding them has shown. There are two species that have discoid nuclei, one of which, the larger, possesses longitudinal folds or ridges on the pseudopods, while the smaller does not. I propose that the specific name of *proteus* be retained for the larger form, while for the smaller form which always has discoid nuclei, I propose the specific name *discoides*, which refers to the shape of its nucleus. Diagnoses of these species are given below.

Since the best test of a species is in the breeding of it, each of the three species of ameba described in this paper were pedigreed individually for from 15 to 20 linear generations (counting the most rapid lines) together with many collateral lines. The characteristics of the parent individual were carefully studied and recorded, especially the shape and size of the nucleus, crystals, excretion spheres, the color of the protoplasm and the character of the streaming of the endoplasm. Other individuals at various points in the pedigree were also examined to determine whether there were variations from the characteristics of the parent. All the individuals during the whole course of the pedigrees were treated as nearly alike as possible, so that whatever differences developed between the several species must have been inherent in the organisms themselves. It is not conceivable that organisms belonging to the same species could have become changed by environmental agencies to such an extent that they would not approach each other again in appearance in 15 or 20 linear generations under identical culture conditions. I believe that this method of making isolation pedigrees as an aid in describing species must be regarded as the most reliable test wherever it is possible to apply it. Since the fundamental concept of a species

is constancy of characters during reproduction, breeding under control becomes indeed the supreme test.

The view expressed by some recent investigators of cytological phenomena in amebas that the process of nuclear division must be made the basis for species differentiation is unfortunately impracticable in many of the larger amebas, although this test is of value in some of the parasitic forms. The process of nuclear division has not been adequately and completely described and figured in any of the larger free living amebas, and the lack of this knowledge is due not so much to lack of effort as to the great difficulty in finding nuclei in division, even in prolific cultures (DOBELL, 1914). Species descriptions are chiefly for perfect recognition of organisms, and the most convenient way of perfectly recognizing an organism is very likely the one the great majority of biologists will use. Now since at least three of the larger species of amebas are here shown to possess cytoplasmic characters which are easily observed in the living condition and which breed constant for a number of generations, it will be quite unnecessary to look into the nuclear division processes (important as these are from other points of view) in order to recognize any of these species; and I am satisfied that a number of other large amebas will be found to have similar constant characters of specific value when once the breeding test is carefully applied.

Amoeba proteus PALLAS (LEIDY).

Der kleine Proteus, ROESEL, 1755.
Volvox Chaos, LINNAEUS, 1760.
Volvox Proteus, PALLAS, 1766.
Chaos Proteus, LINNAEUS, 1767.
Proteus diffluens, MÜLLER, 1786.
Vibrio Proteus, GMELIN, 1788.
Amiba divergens, BORY, 1822.
Amoeba princeps, EHRENBERG, 1838.
Amoeba princeps, DUJARDIN, 1841.
Amoeba communis, DUNCAN, 1877.
Amoeba proteus, LEIDY, 1878.
Amoeba nitida, PENARD, 1902.

Diagnosis. Size, about 600 μ long in locomotion; very changeable in form, usually possessing numerous broad pseudopods; general shape palmate; pseudopods with conspicuous longitudinal ridges.



Nucleus variable in shape; typically discoid, sides of the disk flat, slightly convex or slightly concave; sometimes dented or invaginated, especially in large or old individuals; conspicuous, except immediately after division; size of discoid nucleus, average diameter, 46 μ, and average thickness, 15 μ. Chromatin in several thousand masses arranged in one (?) layer under the nuclear membrane. One or more contractile vacuoles. Nucleus and contractile vacuole carried along by the streaming endoplasm. Endoplasm filled with numerous bipyramidal crystals with apices truncated, belonging probably to the orthorhombic system; maximum size of crystals about 4,5 μ.

This is one of the largest of the common amebas. The average length in locomotion is about 600 μ but occasionally individuals are found which are 1200 μ or more in length, and in these one can see the larger pseudopods deploy with the naked eye.

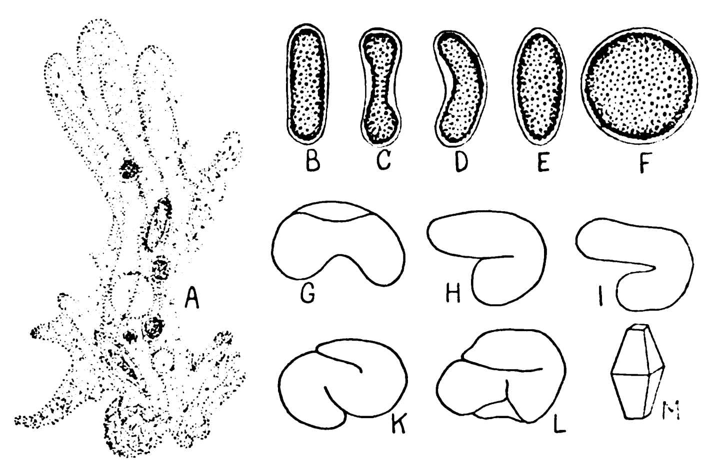


Fig. 2. A, sketch of an *A. proteus* in locomotion, showing nucleus, contractile vacuoles, food bodies and the longitudinal ridges on the pseudopods; B, C, D, E, equatorial views of nuclei most commonly found in this species; F, polar view of the same nuclei; G, H, I, K, L, outlines of folded nuclei frequently found; M, shape of crystals occurring in this ameba. All the figures except M are from camera lucida drawings, but are not drawn to scale.

The most distinctive morphological characteristic of this species of ameba is the possession of longitudinal grooves on the surface of the pseudopods when in locomotion. These structures are very conspicuous under high power, and are never absent except in such individuals as have not divided for many days. In these the physical character of the protoplasm becomes changed, an effect which is due doubtless to the great increase in the number of crystals.

Under these conditions the pseudopods become more nearly cylindrical, movement is slower and the longitudinal grooves may be missing altogether. These individuals are difficult to distinguish from "old" individuals of *A. discoides*, except by the size of the crystals. In normal, healthy individuals, however, the grooves are always present.

Leidy (1879, pp. 39, 326) speaks of these grooves as "folds", while Penard (1902, pp. 62—63) contends that these grooves are really canals in the endoplasm through which flow more or less parallel streams of endoplasm which usually unite into a single stream near the tip of a pseudopod. But considerable additional light is thrown on the nature of the structures in question by the method of their origin. To study their origin one must study the formation of pseudopods as a whole in this ameba (see fig. 3).

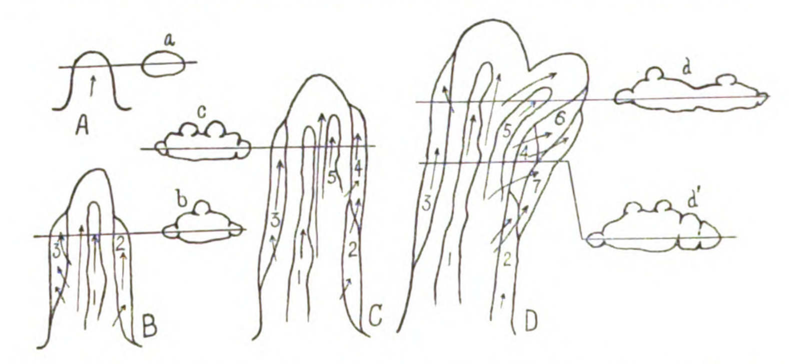


Fig. 3. Sketches showing the formation of pseudopods and of longitudinal ridges in *A. proteus*. The arrows indicate the main streams of protoplasm. A, the beginning of a pseudopod which at this stage has a smooth surface; a, cross section of A at the point indicated by the horizontal line. B, a later stage, showing the beginning of the ridges; 1, a vertical, and 2 and 3 lateral ridges; b, a cross section of B showing the stiff ectoplasmic tongues extending down into the endoplasm. C, a later stage; a new vertical ridge, 5, and a new lateral ridge, 4, are formed; c, cross section of C. D, still later stage showing the formation of a new pseudopod at the right; ridges 1 and 3 remain with the old pseudopod while 5 is continued into the new pseudopod; two new lateral ridges, 6 and 7, are formed, the one partly and the other wholly from previous ridges; d, d', cross sections. Note that in d' the tongues of ectoplasm, divide imperfectly the streaming endoplasm into three streams.

The formation of a pseudopod in amebas has been described as a continual outpushing of ectoplasm at some point on the ameba, followed by a stream of endoplasm. The pseudopod grows in length and diameter according to the amount of endoplasm which flows into it, and in most amebas the enlargement is comparatively uniform.

In this ameba however the process of pseudopod formation is not so simple. There is not only one current of endoplasm flowing along the long axis of the pseudopod, but numerous small ecto- and endoplasmic currents flow, at acute or right angles or parallel to the surface of the pseudopod. These side currents frequently flow out as a thin wave or ridge along the side or top of a pseudopod of more or less even width. Sometimes they extend along the entire length of the pseudopod. Usually, however, the wave stops somewhere along its course, and others are formed in the vicinity. New waves may be formed from previous waves as the latter have become thicker and more stationary and have acquired a stiffer ectoplasm. A wave or ridge once formed usually does not disappear except at the posterior end where the ectoplasm s changed into endoplasm. Frequently the ridges may be traced back to the extreme posterior edge of the ameba. The ectoplasm and adjacent endoplasm of the pseudopod or older wave along which a new ridge flows, does not melt away so rapidly in this ameba as in others, and as a consequence longitudinal depressions of the ectoplasm occur at the base of a lateral wave. These depressions result then because of the formation of ridges in the ectoplasm, and the pseudopod takes on the appearance of an irregularly corrugated flattened tube.

As PENARD has pointed out, there are a number of more or less parallel streams of endoplasm flowing in a pseudopod which join as the tip of the pseudopod is reached. These streams are, however, very imperfectly separated from each other by the irregular walls, or rather the remains of what once were walls of ectoplasm together with a thin layer of endoplasm, on which were formed the ridges. Continued observation will reveal currents of endoplasm flowing from one to the other of the parallel streams at various points, and frequently one can find by focussing at different depths, that several "parallel" streams are in reality a single uniform stream at another level. The endoplasm of a pseudopod may therefore be conceived of as a single mass or stream flowing around and about numerous rigid ectoplasmic (plus endoplasmic) obstructions of greater or less extent. This method of psendopod formation is absolutely characteristic of this species of ameba. It is not found in any other known species of large size.

Another characteristic feature of this species of ameba is the occurrence of folds in the nuclei of a considerable number of large and old individuals. Sometimes only the very beginning of a fold

is noticeable; in other individuals the entire surface is thrown into folds so that it is quite impossible to tell what shape the nucleus might have had before it was thrown into folds. Although it must be a relatively simple matter to observe the stages passed through by a nucleus in passing from a smooth to a folded stage, I did not make such observations. Nevertheless I imagine that an intermediate stage between the smooth and the folded stages is the curving of the disk, so that it looks bean or kidney shaped in cross section. Series D, G, H, I, K, L, fig. 2, might possibly represent successive stages from a smooth to a folded nucleus. I am uncertain as to the meaning of these nuclear folds. I isolated several amebas of a pedigreed culture of this species which had not divided for several days (see chart, fig. 4, Feb. 2 to 14) but none of those with folded nuclei divided, while some of those with smooth surfaces did. But the number of cases is too small to point to a definite conclusion. Penard does not figure nor mention nuclei with smooth surfaces in his description of *A. nitida,* and I am inclined to think, therefore, that he examined only large individuals, or else the particular strain of ameba which he examined was more liable for some reason to have folded nuclei. And this consideration has raised some doubt in my mind as to the complete identity of his species and the *proteus* as described above. Nevertheless in all other important respects there is complete harmony. The evidence seems to indicate that amebas with folded nuclei may divide, but this point needs further looking into.

Amebas of this species are frequently binucleate. When in this condition the nuclei always, as far as my experience goes, have the shape of smooth thin disks with flat or very slightly convex or concave sides. Although the binuclear condition indicates that something has gone wrong in the division process, still binucleate amebas frequently divide. The tendency to binuclearity persists sometimes for several generations, for in several cases I noticed two succeding generations binucleate (se echart fig. 4, C and parent of M and N).

The only crystals which I have found in this ameba are bipyramidal with the apices truncated; they probably belong to the orthorhombic system (fig. 2, M). Their maximum size is about 4,5 μ. As might be expected, all smaller sizes are found. The smallest appear as minute round dots, but the quality of roundness is doubtless due to the diffraction of light under high magnifications. Some few of the crystals appeared to belong to the tetragonal system,

but on account of their small size a definite determination was impossible. The process of crystallization moreover, which in this species seems to take place in contact with the protoplasm rather than in watery vacuoles as in *A. laureata* PENARD, for example, may affect the shape of the crystals to some extent. So that I am inclined to hold that probably all the crystals which are of uniform general shape are the same substance and belong to the same system.

This species is also characterized by the occurrence of a large number of clear bluish spheres which in occasional individuals reach a size of ten microns in diameter. They occur in greater number and more constantly in this species under varying conditions than in any other that I have examined.

These structures, with the contractile vacuole (frequently there are several), the "microsomes" of the endoplasm, and a very variable posterior "tuft" of retracting pseudopods, are the only constant important differentiations which I have found in this species. I did not observe the globules which PENARD found in this species and which he suggests might be embryos.

To test the constancy of characters in this ameba I made individual cultures of several. Fig 4 shows a small section of the pedigree of one of the amebas, together with the earlier ancestry. The individuals were kept in small German watch glasses with about 2 c. c. of a rather dense culture of chilomonas in weak hay infusion. Food was always in excess of maximum needs. The temperature ranged from 18 ° C to 22 ° C. Most of the very few amebas that died, died from assignable causes. To obtain the greatest possible uniformity the solutions and dishes should have been changed regularly every day, instead of irregularly every few days, as was actually done. Nevertheless I am inclined to think that the effect on the rate of reproduction would have been rather slight; the pedigree inself furnishes some evidence on this point.

The pedigree is remarkable for its irregularity. In the twenty-eight days of the pedigree some lines produced seventeen generations while others produced only nine or ten. Some of the slowest lines became fast suddenly (extreme right of chart) and fast lines became slow. It is remarkable also that at almost every division the progeny of one of the daughter cells became faster than that of the other; and when one was very slow the other was usually very fast. This holds true for the great majority of all the divisions which I have observed in this and other amebas. An ameba

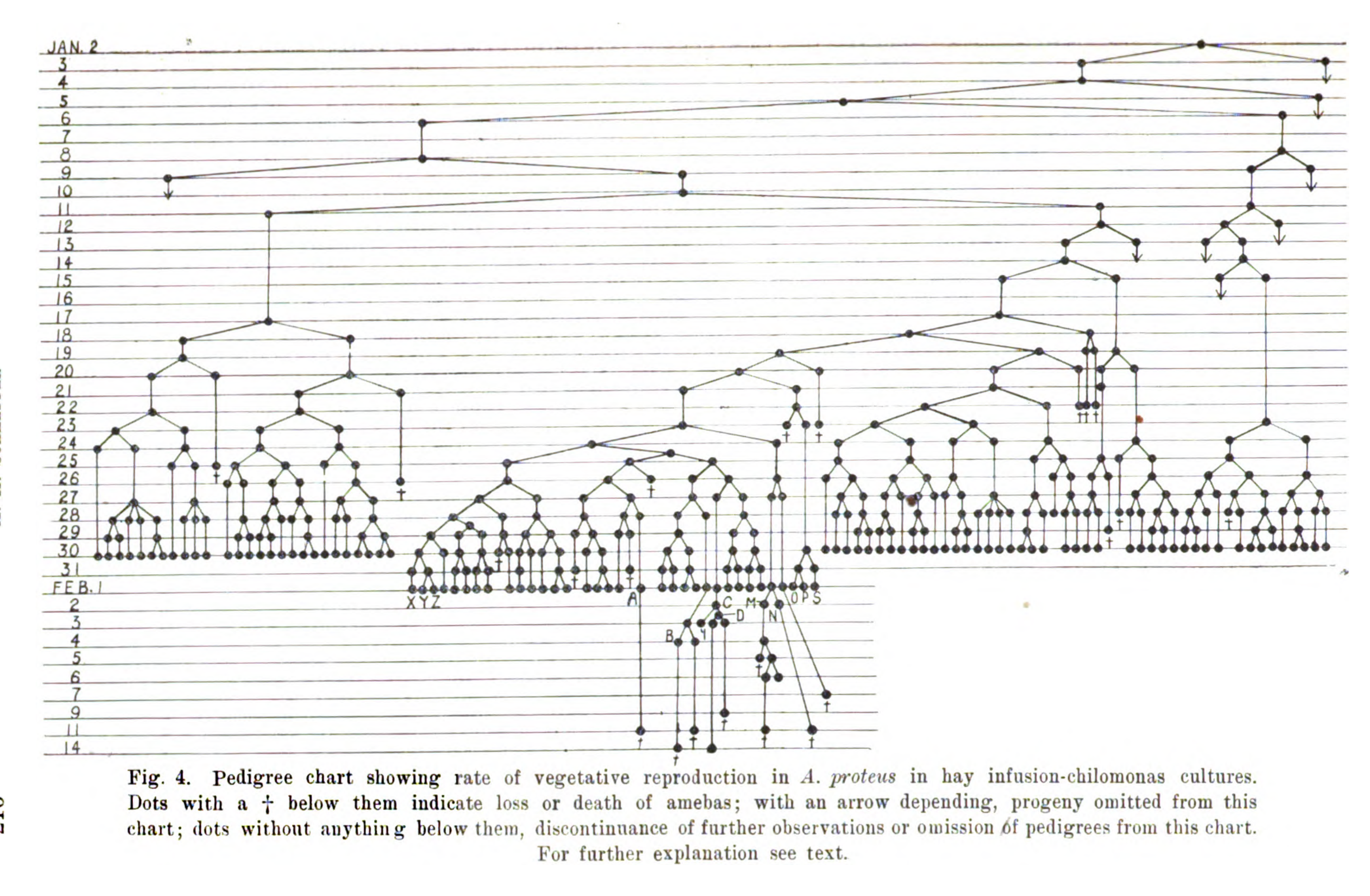


Fig. 4. Pedigree chart showing rate of vegetative reproduction in *A. proteus* in hay infusion-chilomonas cultures. Dots with a + below them indicate loss or death of amebas; with an arrow depending, progeny omitted from this chart; dots without anything below them, discontinuance of further observations or omission of pedigrees from this chart. For further explanation see text.

may divide twice in one day, or it may divide once every day for five days, or it may not divide at all for eight days, and remain normal and healthy in all these cases, as is shown by subsequent divisions.

The nuclei of only a few amebas were carefully observed. Among these were the nuclei of the amebas charted on January 2 and 3 and a few of those charted on Feb. 1, and all of those from Feb. 2 to 14. The latter group of amebas were selected for nuclear examination particularly because they had remained for some time without division. Ameba B was binucleate on Feb. 2, both nuclei being smooth discoids with flat or very slightly convex sides. On Feb. 3 the ameba was artificially divided with a nucleus in each cell. The nucleus in one of the artificial daughter cells became slightly bent, while the nucleus in the other one became markedly concave on both sides. The one died eight, and the other eleven days later. Ameba C was also binucleate on the second of February. It divided sometime later and one of the daughter cells divided again in the course of twenty four hours. One of the daughters of C was binucleate and the other one also probably was; but its daughters (grand daughters of C) were uninucleate. But one of its uninucleate daughters became binucleate seven days later. Amebas M and N were also binucleate Feb. 2. They were lying close together, indicating that division had taken place just shortly before. Ameba N remained binucleate for nine days, when it died. Both nuclei were smooth discoids. Ameba M divided on the fifth of February. One of the daughters had disintegrated partly when observed, the other was binucleate and active. On the sixth it divided again, each daughter receiving a nucleus. One of the daughters soon disintegrated. The other daughter's nucleus was a strongly convex smooth discoid.

Amebas occasionally divide so that one daughter is two or three times as large as the other. Sometimes the small one disintegrates within a few days, or it grows and later divides, or it may divide very soon, before its large sister divides. The parent of O, P and S divided Jan. 31 in such a way that one, the parent of O and P, was about one half as large as the other. The next day the smaller cell had divided into O and P while the larger had not. Each of the smaller were then about three-fifths as large as the larger. On Feb. 1 the parent ameba of X, Y and Z divided so that the size of the daughters was as one to three. The larger daughter divided next day to form Y and Z while the small one, X, merely

grew in size. Ameba Z on Feb. 1 was one-half as large as either X or Y. On Feb. 2 Y had divided again while X and Z had not.

Amoeba discoides spec. nov.

Diagnosis. Size, 400 μ long in locomotion; pale bluish under low power by transmitted light; very changeable in form, possessing several pseudopods or moving in clavate form; cross section of pseudopods round or nearly round; enlarging pseudopods with a single well coordinated stream of endoplasm; no ectoplasmic ridges or grooves present. Endoplasm crowded with bipyramidal truncated (probably) orthorhombic crystals reaching a maximum size of about 2,5 μ longest axis. Nucleus always discoid with rounded edges; surface always smooth, never any infoldings; sides of disk slightly concave, flat, or slightly convex; chromatin distributed in several thousand small masses placed immediately under the nuclear membrane; size of nucleus 40 μ in diameter by 18 μ thick; uninucleate typically, occasionally binucleate. One contractile vacuole usually, located generally in the posterior half of the animal.

This ameba in its general appearance resembles *A. proteus* more closely perhaps than any other, although a study of its characters leaves no doubt of its autonomy.

This ameba is of changeable shape, forming numerous pseudopods or moving along in clavate shape (fig. 5, A). A typical form is one which resembles the antlers of a three or four year old elk. The pseudopods are not nearly as much flattened in cross section as are those of *A. proteus*, nor are they as broad as compared with their length, but are nearly cylindrical. Pseudopods are less frequently formed in this ameba than in *A. proteus*, and much less frequently than in *A. dubia*.

The pseudopods of this ameba are formed in general like those of *A. dubia* and not at all like those of *A. proteus*. The central stream of endoplasm originates or builds a pseudopod by a more or less uniform process of streaming. If a pseudopod is to become the main one through which the ameba later flows away, it is enlarged by what might be termed a stretching process. The ectoplasmic covering expands as the endoplasm flows into the pseudopod. The pseudopod expands equally in every direction as far as can be observed. The ectoplasm once formed on the side of the pseudopod remains practically stationary. In movement there is a single stream

of endoplasm in a pseudopod; it is most rapid in the middle and slows down gradually as the ectoplasm is approached. This is in marked contrast with the irregular network of streams of endoplasm usually observed in the pseudopods and always in the main pseudopod of *A. proteus.*

This ameba has a bluish tint when studied under low power by transmitted light, while the *A. proteus* is yellowish under the same conditions. The difference in color becomes striking when both kinds of amebas are observed at one time in the field. Under high power the color is grayish, which is due doubtless to the numerous crystals. When food is plentiful and division rapid the crystals

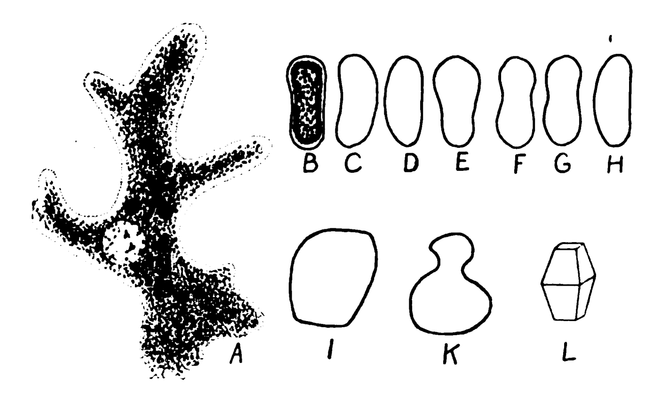


Fig. 5. A, a typical form of an *A. discoides* in locomotion showing nucleus, contractile vacuole, food bodies and the very numerous minute crystals which characterize this species. B, equatorial view of the nucleus of the ameba of Dec. 23 of the chart (fig. 6). C, outline of equatorial view of nucleus of daughter cell M on Dec. 27. D, outline of same nucleus on Dec. 28. E, same nucleus on Dec. 31. F, outline of nucleus of ameba N on Dec. 27. G, same nucleus on Dec. 28. H, same nucleus on Dec. 31. Polar views of all the nuclei B—H were round. I, outline of an irregular nucleus of an ameba of another pedigree, which divided next day. K, an irregular nucleus from an ameba of a different pedigree, which had not divided for eleven days, and which died three days later. L, shape of crystals found in this ameba. The figures of the different nuclei are all camera lucida figures, but are not drawn to scale.

are less numerous than when food is scarce or when the rate of division is slow. Occasionally when the rate of reproduction is very slow, the crystals increase in number until the ameba becomes quite opaque, even black, when viewed with transmitted light. No other ameba becomes so stuffed with crystals, so far as my observation goes, excepting perhaps *A. annulata* PENARD. When feeding rapidly in hay infusion cultures with consequent rapid reproduction, the

amebas take on a yellowish hue, and the number of crystals becomes reduced to a minimum.

This ameba is about one-half to two-thirds as large as *A. proteus.* The size of an ameba cannot be stated with definiteness owing to its changing form and the difference in the number and shape of the pseudopods. But from a large number of camera lucida drawings I estimate the average length in locomotion as 400 μ.

The nucleus is single typically, though individuals are frequently met with that possess two nuclei. The nucleus is typically disk shaped with the sides slightly concave, flat or slightly convex (fig. 5. B—H). A number of measurements of individuals of pedigreed cultures gave an average of 40 μ for the diameter and 18 μ for the thickness, though the diameter varies from 32 μ to 47 μ and the thickness from 12 μ to 26 μ. The edge of the disk is in all cases rounded. Occasionally the nucleus is bent so that a cross section of it is kidney or bean shaped. The surface of the nucleus is always smooth. There are never any folds, such as are frequently met with in *A. proteus,* although occasionally amebas are found with irregularly shaped nuclei. There are a large number, several thousand, small irregular chromatin masses lying immediately beneath the nuclear membrane. The nucleus is always easily seen except just after division, when it is very transparent.

The binucleate condition indicates some derangement within the ameba which often, though by no means always, terminates fatally. Just why the cytoplasm does not divide in these exceptional cases is not suggested by my observations.

The consistency of both the ectoplasm and the endoplasm is thicker in this ameba than in either of the other two amebas described in this paper, and as a consequence movement is slower. It is likely that this dlfference in the physical property of the protoplasm is the reason for the cylindrical pseudopods in this ameba as compared with the more or less compressed pseudopods of *proteus* and *dubia.*

There is usually only a single contractile vacuole present and it is found as a rule in the posterior end. Its size may reach 40 μ or 50 μ.

The endoplasm is filled with great numbers of very minute crystals. They are bipyramidal with truncated apices and belong very probably to the orthorhombic system (fig. 5, L). The largest of them are about 2,5 μ long. The smaller sizes appear as round objects, but this is doubtless due to diffraction, for the larger the

crystals become the more they take on under the microscope the bipyramidal form. I have never with certainty been able to find any other form of crystal in this ameba, nor larger sizes than those mentioned. The character of the crystals thus becomes one of the most important morphological characters in this ameba, as well as in the other two species, *proteus* and *dubia*. In fact I am satisfied that once the crystals receive the attention they deserve they will be found in amebas generally to be of the first importance from a morphological and a systematic point of view.

Other constantly occurring inclusions are spheres of pale bluish color, the so-called excretion spheres, which are connected somehow with digestive processes, as earlier observers have indicated. The number of these spheres varies according to the amount of food eaten and digested and the rate of division, as has been noted for other species.

This ameba differs strikingly from the preceding in its rate of asexual reproduction in chilomonas-hay infusion cultures. The rate of division is very slow, as many as twenty days intervening between two successive divisions in an extreme case, while ten day periods of reproductive inactivity are frequent. *A. proteus* divides much more rapidly, and its extreme period of inactivity is eight days. A longer period of inactivity in the latter species resulted fatally in all cases. In one of the pedigrees of *A. discoides* an ameba lived for twenty nine days without dividing. It was then perfectly black with crystals and binucleate. I divided it artificially. One of the daughters lived three days and the other six, when they disintegrated. The majority of divisions resulted in daughter cells which reproduced at very unequal rates or possessed unequal "vitality". On Jan. 24 and 27 (see chart fig. 6) the amebas were placed in new dishes and given new chilomonas-hay infusion culture fluid from another stock culture which contained also a number of colpidia. The rapid division of ameba A (Feb. 22) I believe was due to the new kind of food organism, or to a change of food. In two other distinct lines I obtained the same result: only in one section of the pedigree was their reproductive rate accelerated. I cannot suggest why a very few individuals only should have been stimulated.

As a whole the pedigree chart differs very strikingly from that of *A. proteus.* From Dec. 23 to Jan. 23, twenty nine amebas were produced from one parent, while in *proteus* in a slow line the same number of amebas were produced in 19 days (from Jan. 11 to 30, on left of chart), and in an average fast line fifty six were produced

in fifteen days (Jan. 15 to 30, middle of chart). It is thus evident that with the same treatment in every respect, — the watch glasses for all the pedigrees were filled from the same food cultures and placed side by side in the same incubator —, *proteus* reproduces at least four times as rapidly as *discoides*.

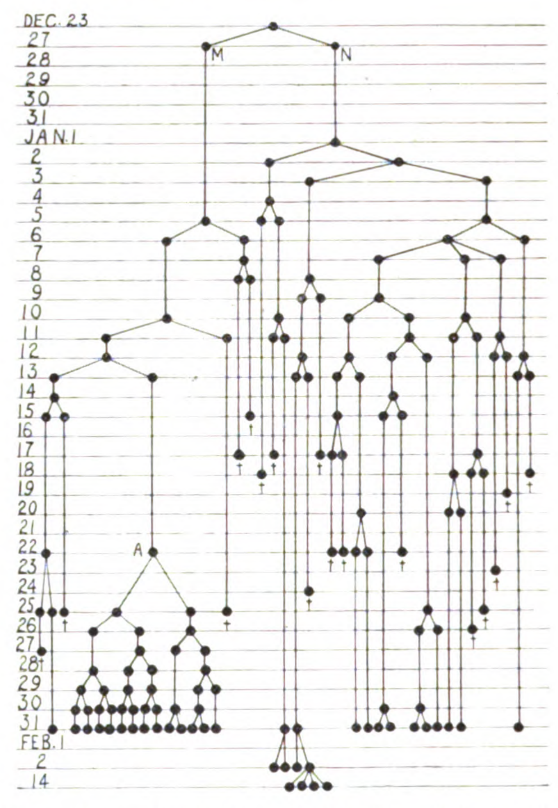


Fig. 6. Isolation pedigree chart of an *A. discoides*. Note the long periods of reproductive inactivity. The dots with daggers below them indicate death or loss of amebas.

I am inclined to think, however, that while the treatment as described may be nearly the optimum for *proteus*, in so far as food and culture medium is concerned, it is not so well suited to *discoides*, where the addition of culture fluid containing some colpidia caused a few individuals to reproduce with remarkable rapidity, — quite as fast as *proteus*. But since only a very few individuals were so stimulated, it is probable that the explanation of this phenomenon is more complicated.

A comparison of the pedigree charts of *discoides* and *proteus* shows that *discoides* can go for much longer periods without dividing and remain capable of further division than *proteus.* In the former, ten day periods between divisions are frequent, and fifteen and twenty day periods are occasionally observed; while in *proteus* a ten day period between divisions has not been observed in a single case. This indicates a fundamental difference between these two species.

Amoeba dubia nov. spec.

Amoeba proteus PENARD, 1902.

Diagnosis. Shape very changeable, usually more or less stellate or broadly palmate when moving along a flat surface; pseudopods usually numerous, radiating from a central mass of protoplasm; usually no main pseudopod is to be distinguished; pseudopods dorsoventrally flattened when moving along a flat surface; pseudopods enlarged by uniform extension of the sides; surface of pseudopods smooth; endoplasm very clear and of a faintly yellowish tint when not stuffed with food. Shape of nucleus typically that of a prolate spheroid; chromatin distributed in several thousand masses of from one and one-half to two microns in diameter immediately under the nuclear membrane; size of nucleus about 40 μ long diameter by 32 μ short diameter. Crystals in the endoplasm relatively few in number but of comparatively large size; crystals of at least four forms, three being orthorhombic and the fourth undetermined; crystals of rounded edges and sides and often very irregular in shape, resembling concretions, numerous in well nourished individuals. Excretion spheres few or none except when well fed. Contractile vacuole, one or more, usually very large, of indefinite location, generally in the posterior half of the animal.

This is perhaps the commonest of the large amebas. It is a favorite object for study because of its transparency. It contains but few crystals usually, and when not too much stuffed with food organisms its general behavior as well as the movements of the nucleus and contractile vacuole can be readily observed. The average length of this ameba when in locomotion is about 400 μ. But on one occasion a giant binucleate ameba measured 400 μ in diameter when contracted into a nearly spherical mass; while in locomotion it had a length of over 1000 μ. This ameba differs from practically all the larger amebas in the profusion of pseudopods which

it usually sends out on all sides excepting directly backwards, when moving along a flat surface; and sometimes pseudopods are sent out in all directions along the surface. See fig. 7, A. When it assumes a clavate shape, which rarely happens, a posterior tuft of varying form and size may be formed. Except when in the clavate form a main pseudopod is not to be distinguished. In its forward movement it seems to be continually undecided along which pseudopod to move, which property of apparent indecision leads me to suggest the specific name of *dubia* for this ameba.

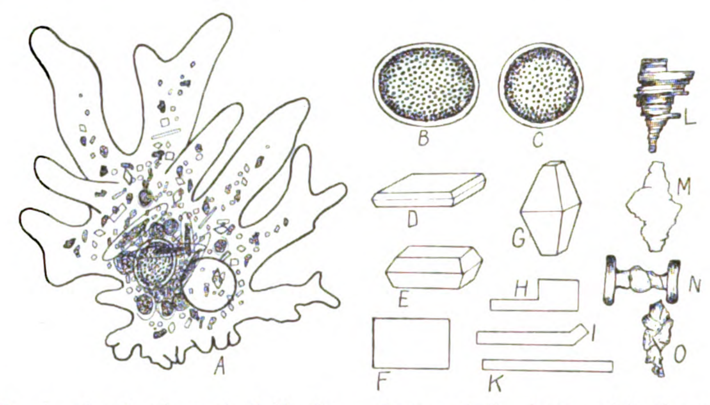


Fig. 7. A, sketch of an *A. dubia* in a characteristic shape, with the posterior end at the bottom of the figure, showing equatorial view of nucleus, contractile vacuole, food bodies and the numerous forms of crystals which characterize this species. B, equatorial, and C, polar views of the typical ovoid nucleus. D, E, G, three shapes of bipyramidal orthorhombic crystals found in this ameba; F, H, I, K, four shapes of thin sheet like rectangular crystals frequently found; L, M, O, irregular crystals or concretions found in profusion in well fed individuals; M, bobbin shaped crystals found in occasional individuals.

The protoplasm of this ameba is of thin consistency, which accounts doubtless for the dorso-ventral flattening of the pseudopods when moving along a flat surface. When suspended in the water or when among debris, the pseudopods are thinner and more nearly round in cross section.

This ameba is capable of forming enormous food cups over desmids, diatoms, and other algae, on which it feeds largely. It may employ all of its protoplasm to form a huge food cup over a large desmid or over a piece of oscillatoria, or occasionally it may start a food cup of such great size that to complete it would take several times as much protoplasm as the ameba contains. Neither *proteus* nor *discoides* form such large food cups. Their largest food

cups are very small as compared with the largest of this ameba. This ameba is very voracious and is frequently so stuffed with food as to make it quite opaque.

One of the distinguishing features of this ameba is the variety of shapes of crystals which it contains in its endoplasm. There are at least four general shapes, three of which (D, E, G, fig 7) belong to the orthorhombic system. The size and brilliancy of these crystals is greatly influenced by the character or quantity of the food eaten, — the scarcer the food the more brilliant the crystals. It is probable that slow feeding means slow crystallization, and slow crystallization means more perfect and larger crystals. When food is plentiful, that is, in excess, irregular crystalline concretions are formed which are probably the same substance as those crystallizing in the orthorhombic system; but because of probable rapid formation and from other causes, the shapes are irregular, often bearing no resemblance whatever to crystalline shapes. Some of these irregular crystalline masses seem to be stacks of thin rectangular plates of various sizes cemented together (fig. 7, L). When food is present in excess in cultures, especially diatoms and desmids, almost no regular crystals are present. A fourth form (fig. 7, F, H, K) consists of rectangular plates like panes of glass, long and wide but very thin. In some the length is to the width as $1^1/_2 : 1$; in others as $12 : 1$. The maximum length of these crystals may be thirty microns or more. Occasionally one of these crystals whose length and width are more nearly equal are joined along one of the long sides with another crystal of a different shape whose systematic reference I failed to determine. Others of the rectangular form have one of the ends bent (fig. 7, I). Others again are shaped like cleavers. Still others shaped like bobbins are found occasionally (fig. 7, N). Whether all the crystals found in this ameba together with the irregular concretions, represent the same substance, it is impossible to say; but the universal or almost universal occurrence of crystals in amebas, and the presence of bipyramidal orthorhombic crystals in many amebas seems to indicate that the crystallizing substance is probably the same substance, or a small group of closely related substances, throughout. As has been observed in the other species, this ameba becomes full of crystals when food is scarce and division infrequent.

The nucleus, as described by PENARD, is ovoidal or ellipsoidal, and in size is about 40 μ long by 32 μ thick, as viewed from the equator (fig. 7, B, C). Viewed from the poles the nucleus appears round with an average diameter of 32 μ. Occasionally the nucleus

is notched or dented, the significance of which has not been determined. The nucleus contains several thousand masses of chromatin, of from one to two microns in diameter, which are massed below the nuclear membrane. The nucleus may be found anywhere in the ameba, though it is found usually in the posterior half of the body. Binucleate individuals are occasionally found.

The contractile vacuole is large, usually single, and usually in the posterior half of the ameba.

The number of excretion spheres is very variable in this ameba; occasionally large numbers of them are found and at other times none whatever can be seen. The factors controlling the number of spheres have not been determined.

In a small individual of this species I found a large number, several thousand, of brilliant spheres of eight microns diameter with a large spherical vacuole slightly to one side. In the vacuole were

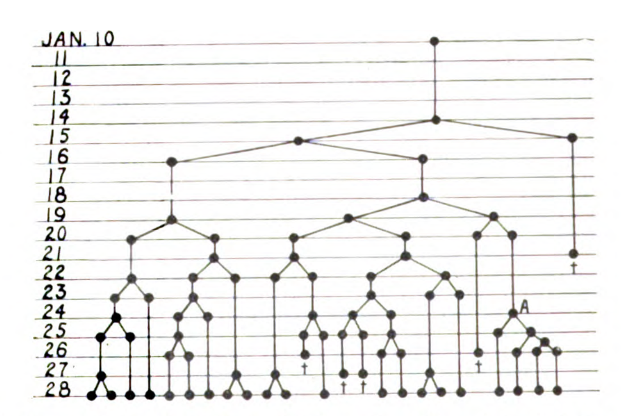


Fig. 8. Pedigree of an *A. dubia* isolated on Jan. 10, and treated like the amebas of the other pedigrees recorded in this paper. Note the similarity between this pedigree and that of *A. proteus*.

usually two small refractory grains which began an active pedesis when the spheres were squeezed out of the ameba into the water. The bluish tinted solid part of the spheres became vacuolated after being squeezed out into the water. To my great regret, this ameba which I had compressed under the cover glass before I was aware of the presence of the spheres, was injured in removing it from the slide, so that I was unable to isolate it in order to note the further history of the spheres. The ameba seemed perfectly normal, the nucleus having its normal shape and appearance. Penard (1902,

p. 49—50) records having found similar if not identical bodies in *Amoeba prima* GRUBER.

This ameba is also readily pedigreed by feeding on chilomonas in weak hay infusion. Using the same strength culture fluid and the same approximate number of food organisms, this ameba reproduces at about the same rate as *A. proteus* but much more rapidly than *A. discoides.* The character of the pedigree chart presents an appearance very similar to those of the two other species described in this paper, in that there is the same inequality in the rate of reproduction of two sister cells and their immediate progeny. See fig. 8 for a section of a pedigree.

The parent of this pedigree divided January 14 into two amebas of unequal size; one was three times as large as the other. The small one disintegrated on the 21th. On the 24th, ameba A divided unequally, one being only half as large as the other. The small one died on the 28th. The large one divided twice in rapid succession between examination of the watch glasses on the 25th and the 26th. In the culturing of this ameba no case in which the smaller daughter of an unequal division divided before the larger, came under my observation.

One of the most interesting features of the pedigrees of these three species of amebas, as has already been mentioned, is the unequal division in the great majority of the cases; unequal, that is, in the rate of reproduction of the more immediate progeny. The rate of reproduction is not affected by a quantitatively unequal division of the cytoplasm, for in some cases the smaller, in others the larger daughter divides first. If it is some material in the nucleus which is quantitatively unequally divided, it must be at least in most cases capable of proportional regeneration or increase where the quantity is below normal, for slow lines may become fast, while all or nearly all the progeny remain healthy. In some cases however the division seems so unequal that one of the daughters dies after a longer or a shorter time. The other cell then usually divides more rapidly than in cases where both cells remain healthy. This phenomenon is without parallel in reproductive processes in other organisms and the significance is not at present clear.

Summary.

1. LEIDY and PENARD have described different species of amebas under the name *Amoeba proteus.* Since LEIDY's description is ade-

quate and prior to Penard's, it must be accepted as the proper description of *Amoeba proteus.* Penard's *proteus*, which is thus without a name, should be given a new name, and the name *dubia* is suggested for it. *A. dubia* is characterized conspicuously by an ovoid nucleus and large crystals in the endoplasm.

2. By isolation pedigrees Leidy's *proteus* breaks up into two species with definite constant characters. The specific name *proteus* is retained for the larger form with longitudinal ridges on the pseudopods and a folded nucleus in the larger and older individuals, while the name *discoides* is suggested for the smaller form which never shows grooves or ridges in the pseudopods and whose nucleus is always a smooth discoid.

3. The pedigrees of *A. proteus* show a rate of reproduction more than four times as fast as that of *A. discoides* under the same conditions of food, temperature and culture fluid. *A. dubia*'s pedigree chart is essentially like that of *A. proteus.*

4. *A. discoides* may go without dividing for much longer periods than *A. proteus*; *A. discoides* may go twenty days between divisions, while eight days seems to be the maximum for *A. proteus.*

5. An unequal quantitative division of the cytoplasm has no definite influence on the subsequent rate of reproduction.

6. The majority of all the divisions result in daughter cells which reproduce at unequal rates. In many cases the inequality of rate of reproduction is very marked. The significance of this phenomenon is not clear.

Bibliography.

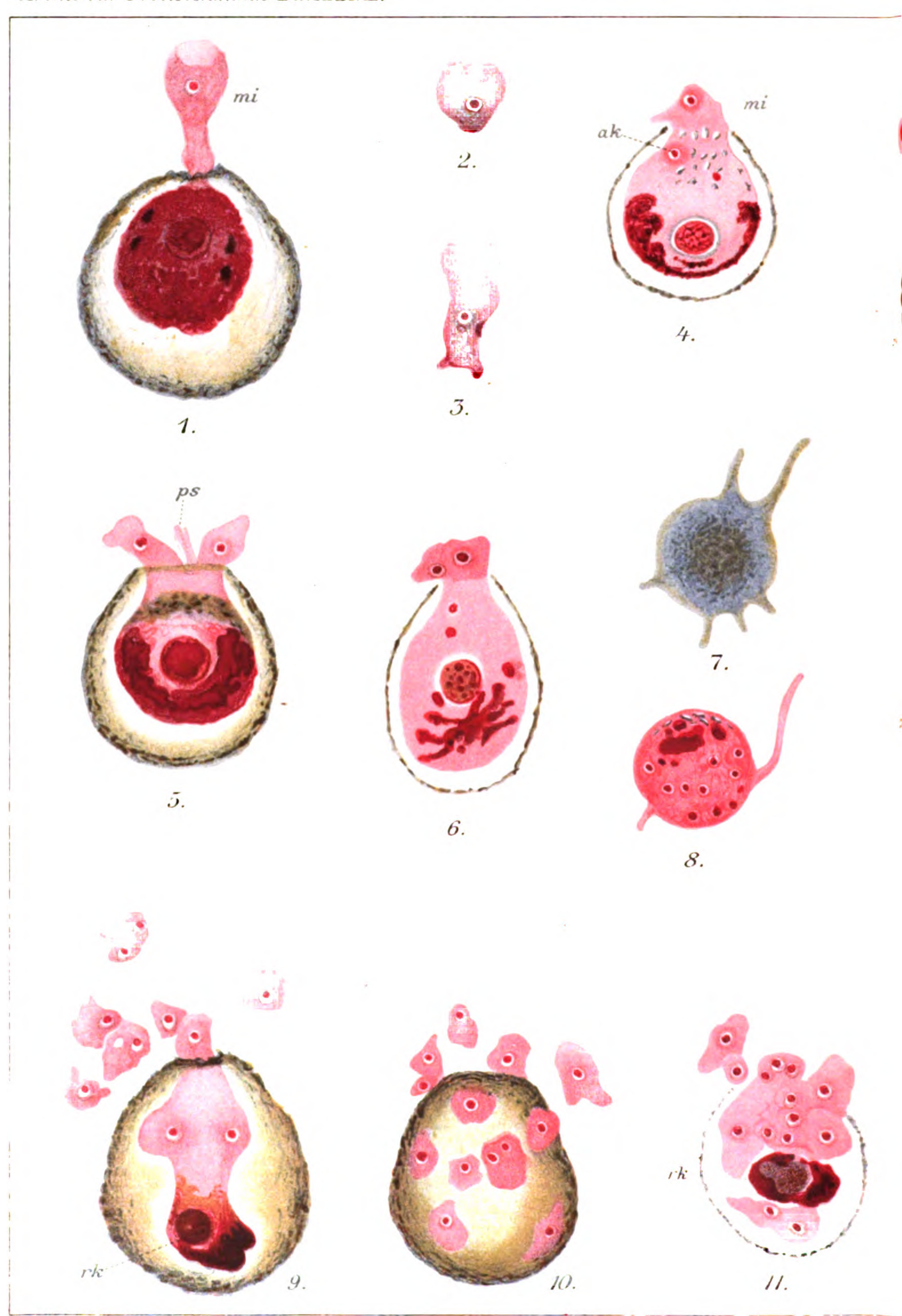
Dobell, C. C. (1914): Cytological studies on three species of Amoeba — A. lacertae Hartmann, A. glebae n. sp., A. fluvialis n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 34 p. 139—189, 5 plates.

Leidy, J. (1879): Freshwater Rhizopods of North America. Washington.

Maggi, L. (1876): Studi anatomo fisiologici intorno alle amibe. Atti della Società Italiana di Scienze naturali. Vol. 19 p. 399—451, 1 plate.

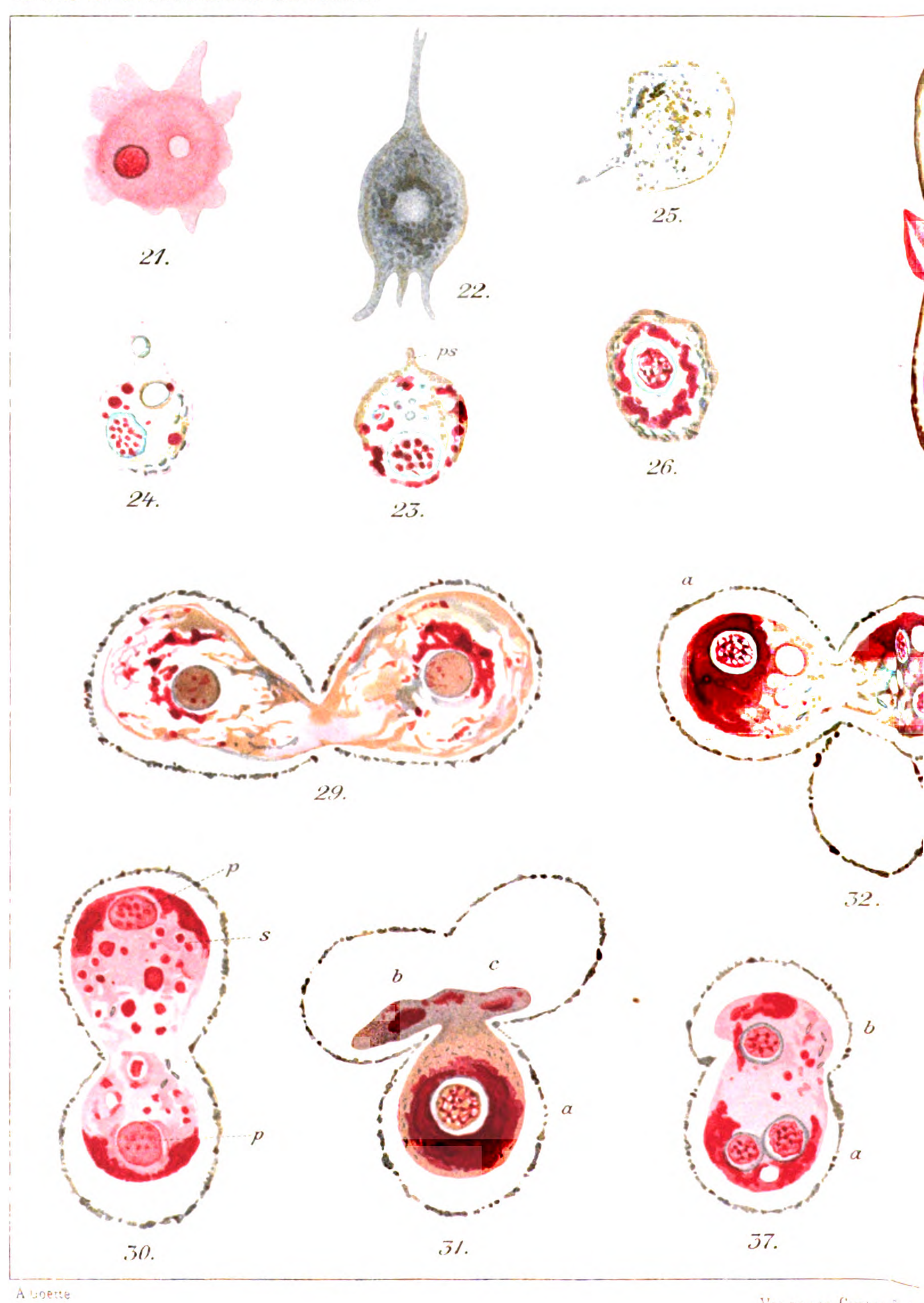
Penard, E. (1902): Faune Rhizopodique du Bassin du Leman. Geneva.

Schaeffer, A. A. (1916): On the feeding habits of ameba. Journ. Exp. Zool. Vol. 20 p. 529—584, 6 plates.


mi
2.
3.
1.
ak
mi
4.
ps
5.
6.
7.
8.
9.
rk
10.
11.
rk

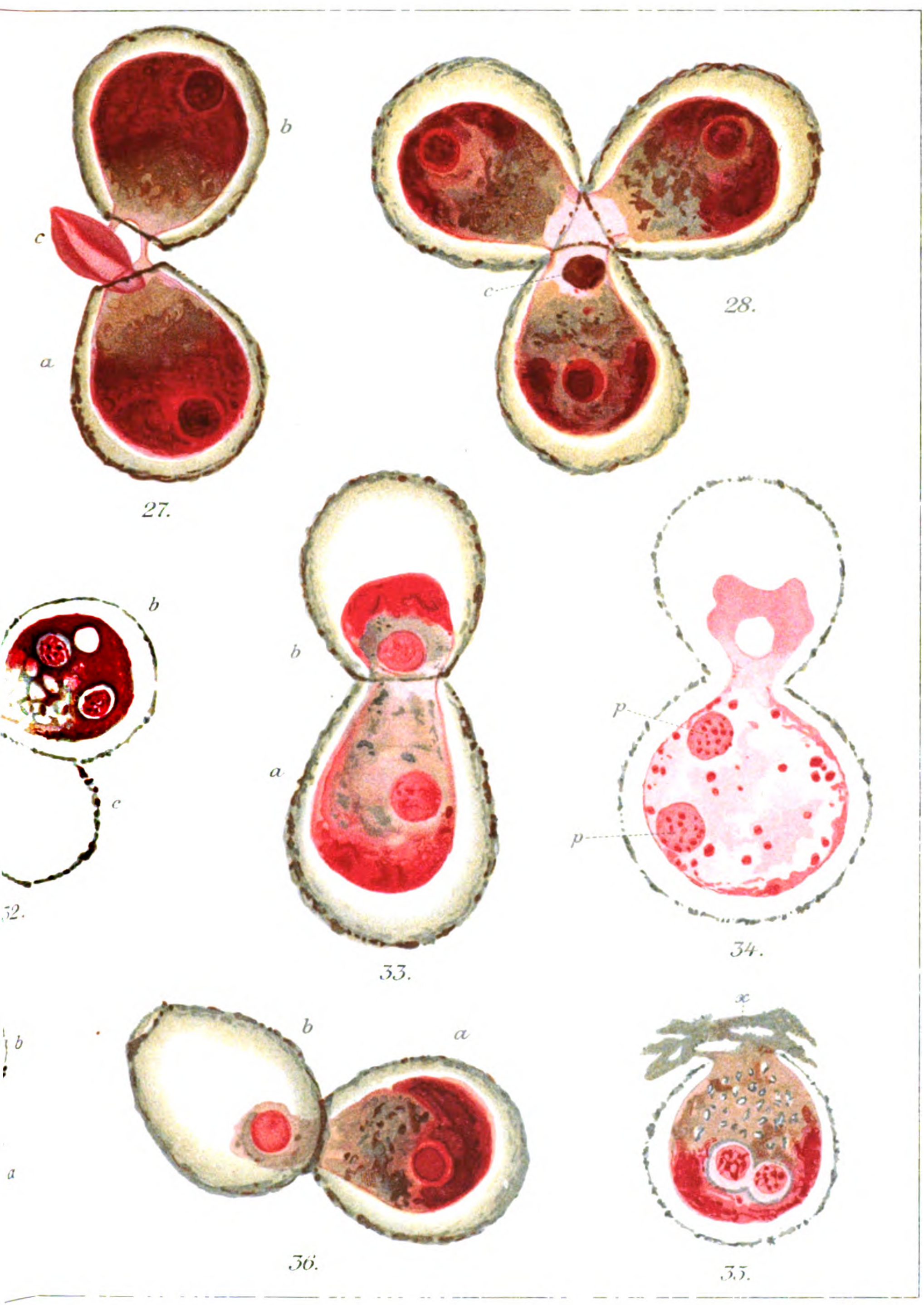


Fischer



A. Goette

Verlag von Gustav Fischer



ustav Fischer in Jena



38.

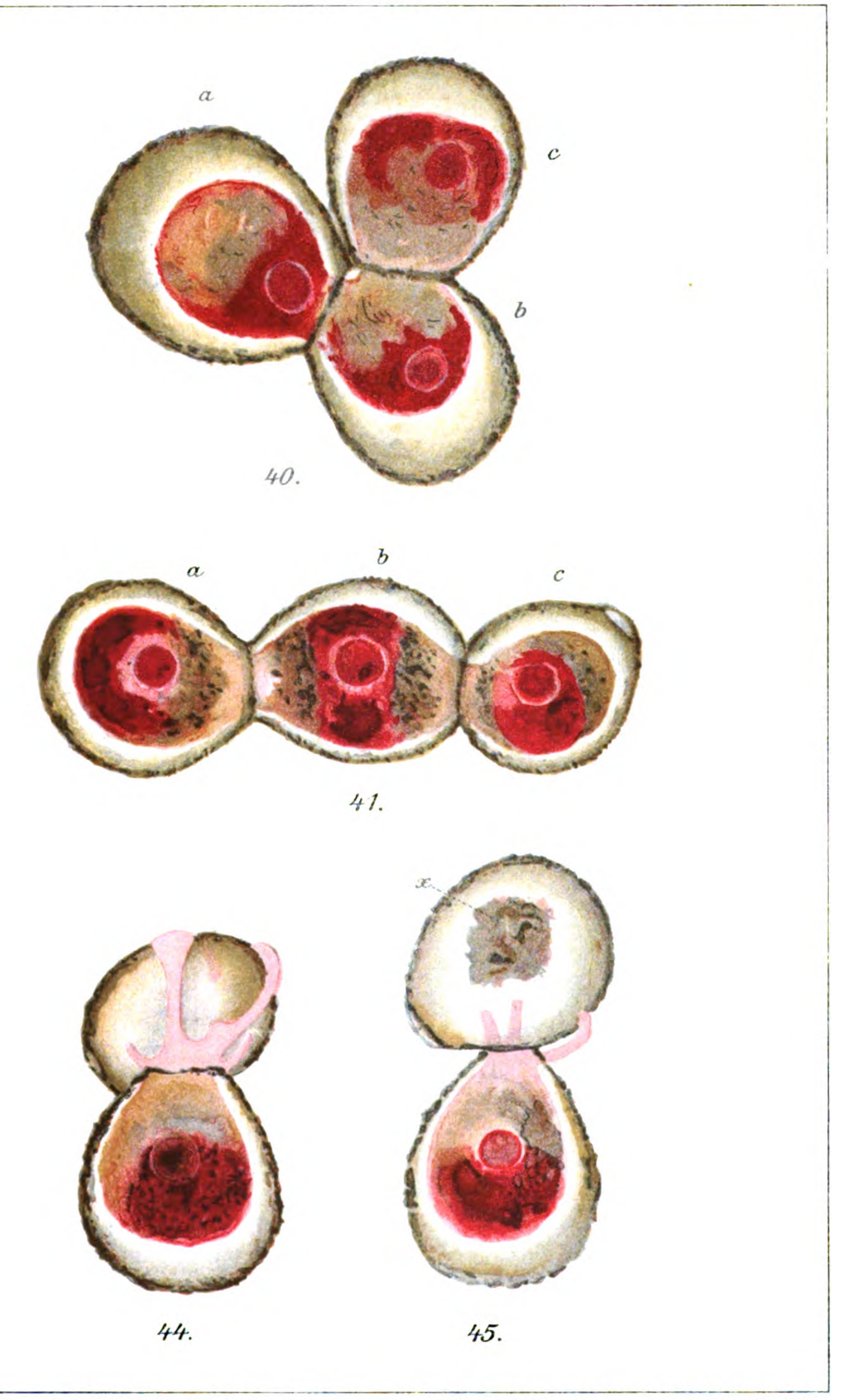
39.

42.

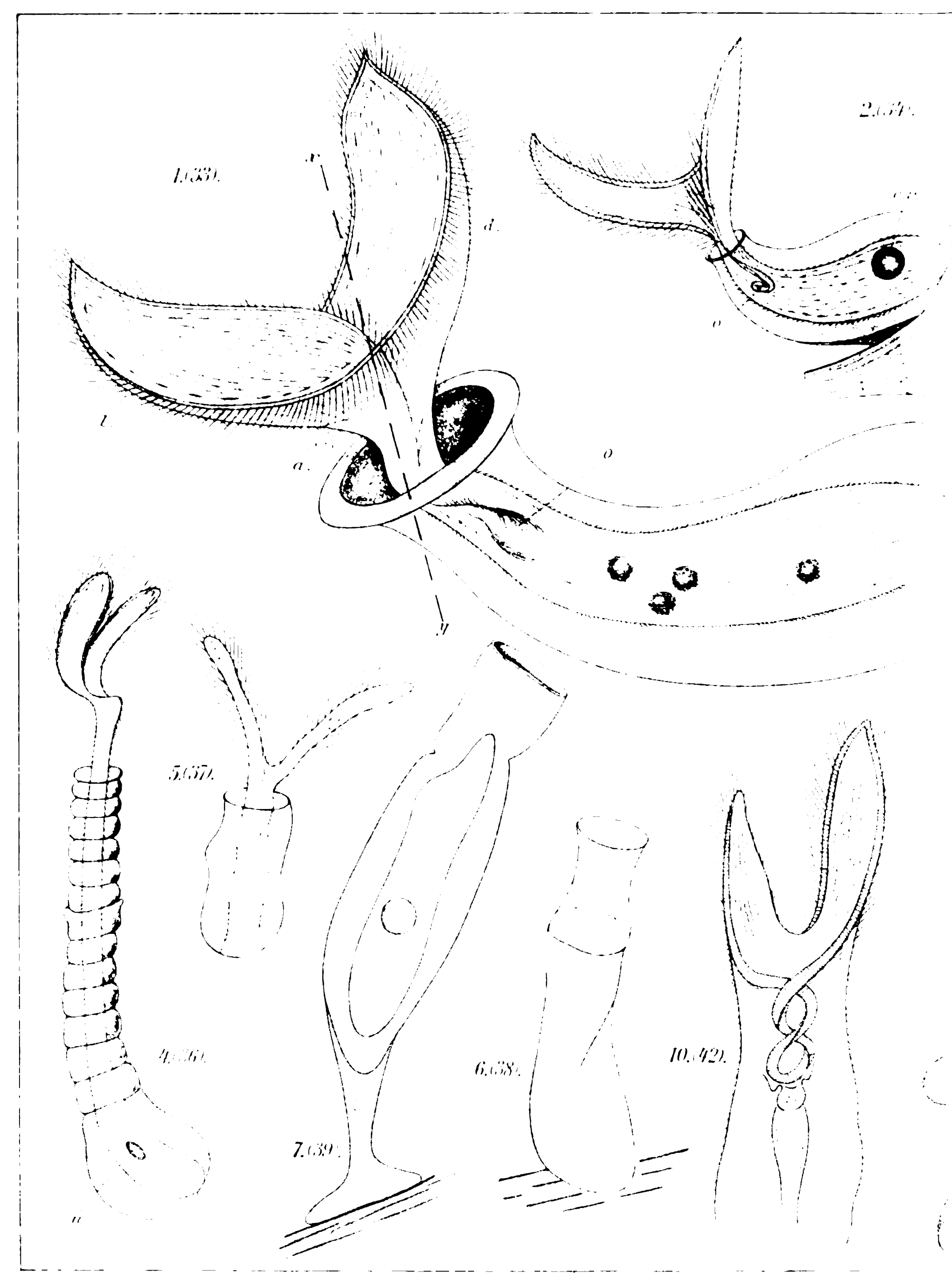
43.

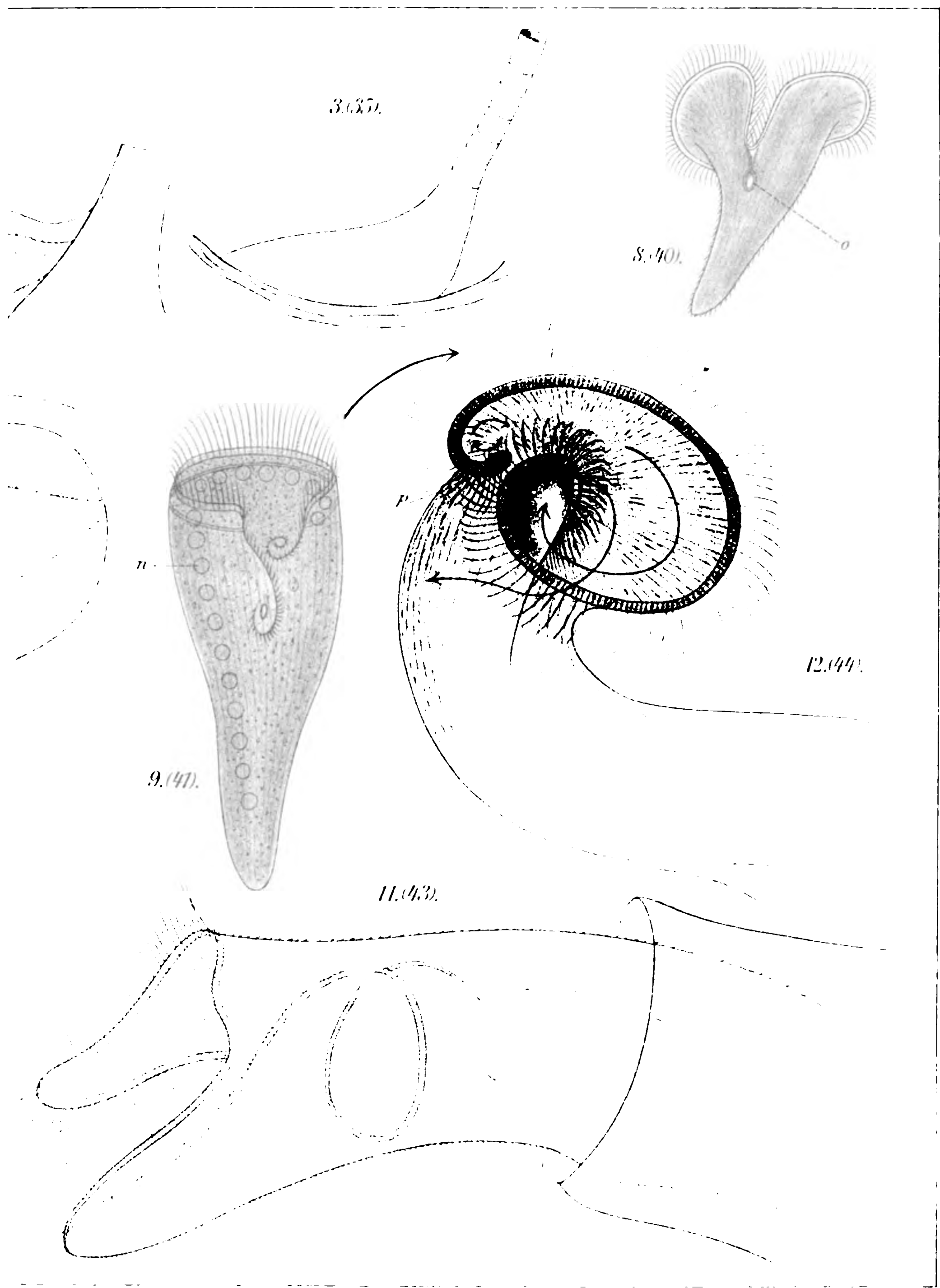
A. Goette

Verlag von Gustav Fischer.

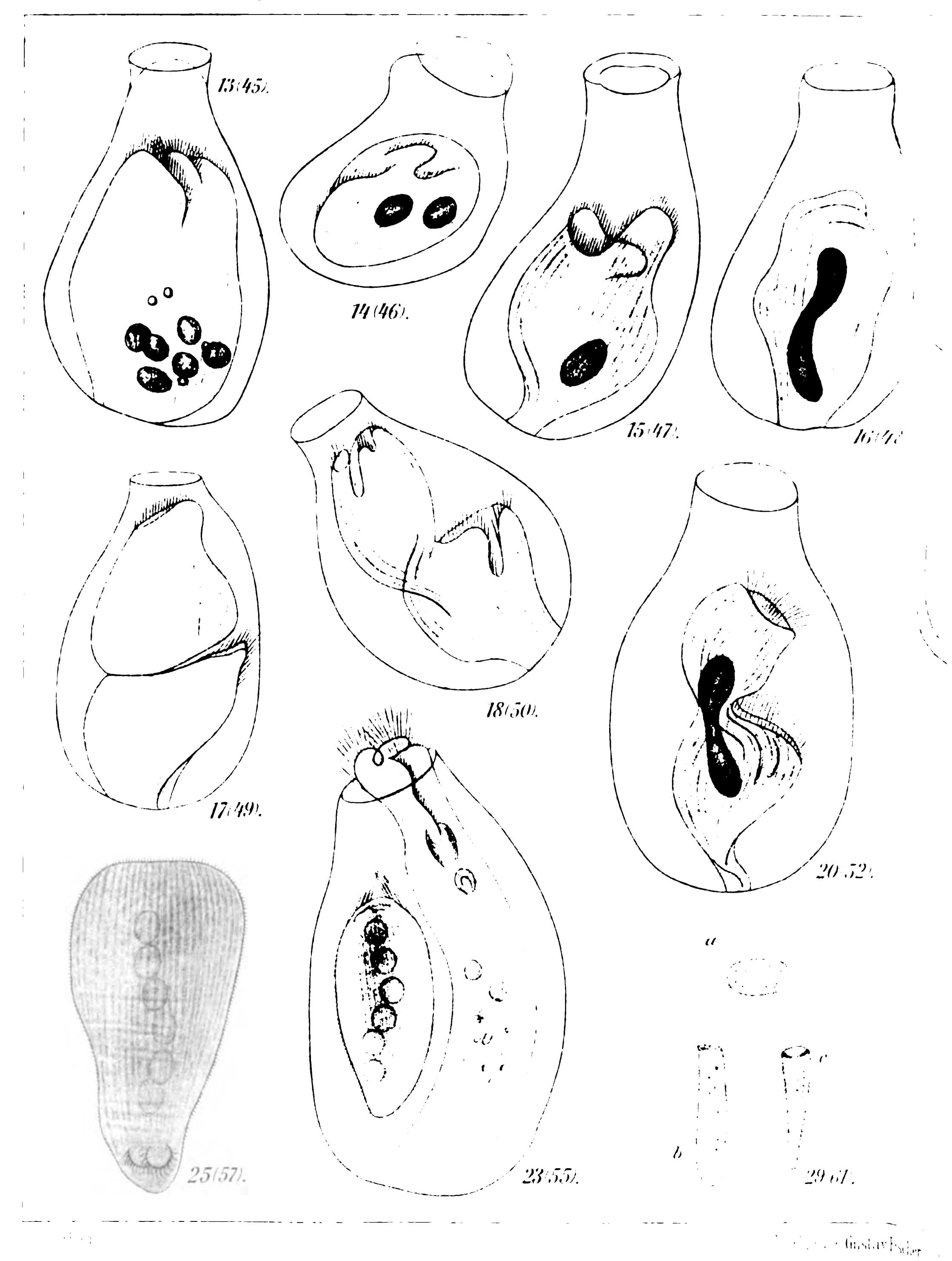


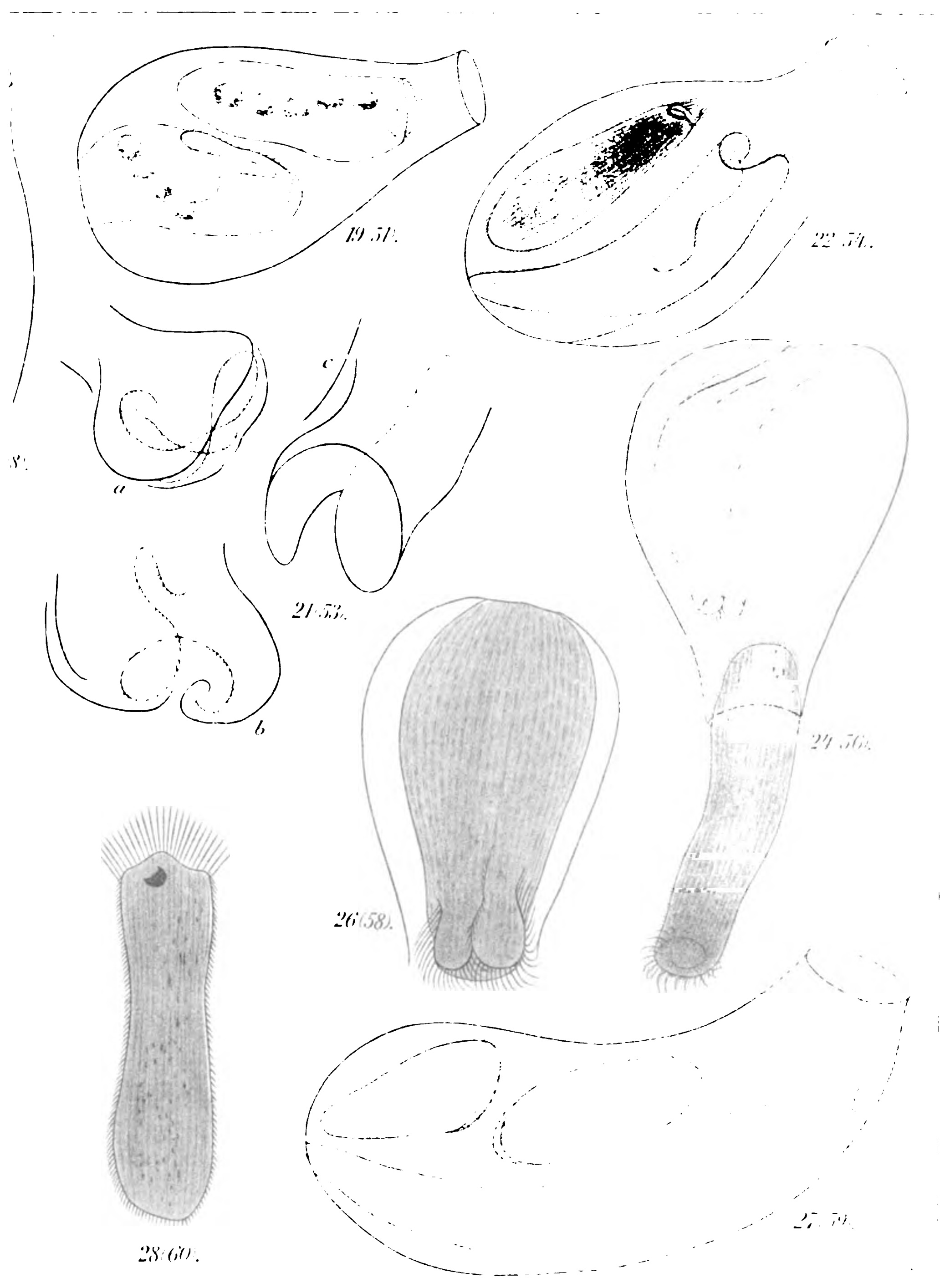
v Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.


1.(33).
x
d.
l
a.
o
y
2.(34).
o
5.(37).
4.(36).
7.(39).
6.(38).
10.(42).
a

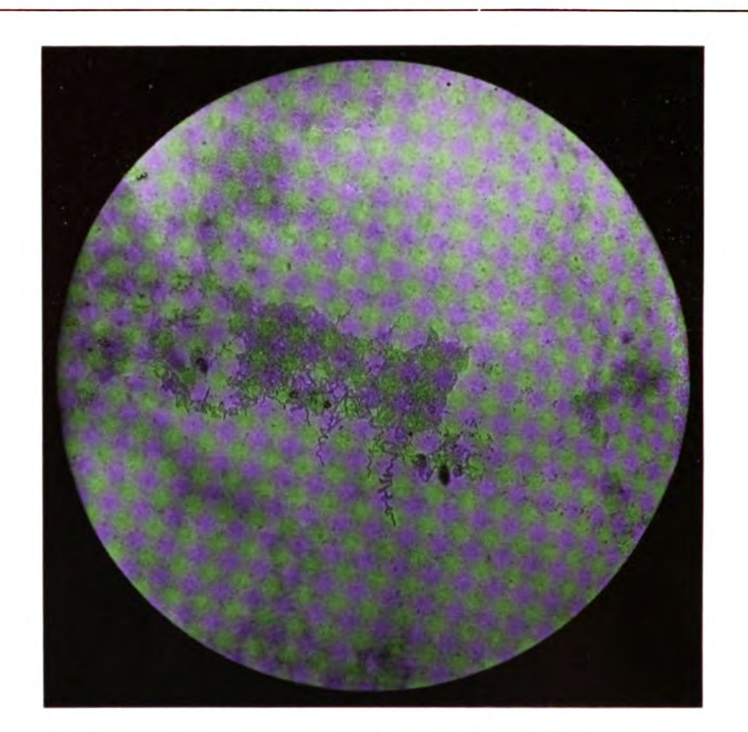


Fischer

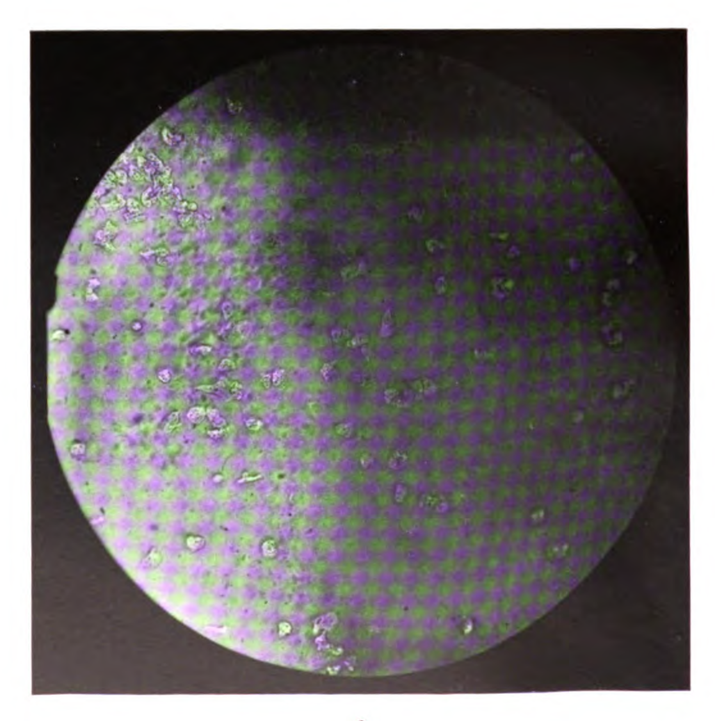

13(45).
14(46).
15(47).
16(48)
17(49).
18(50).
20(52).
23(55).
25(57).
29(61).
a
b
c



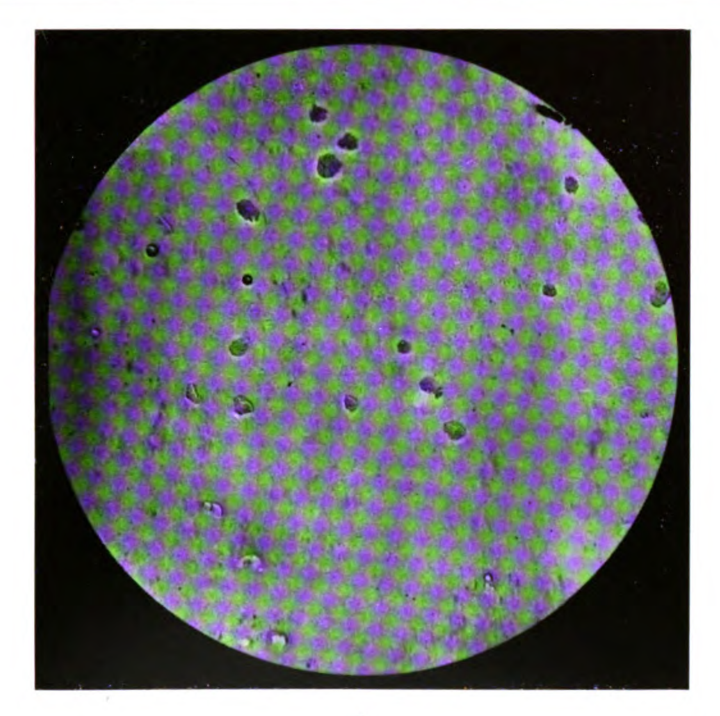
Fischer



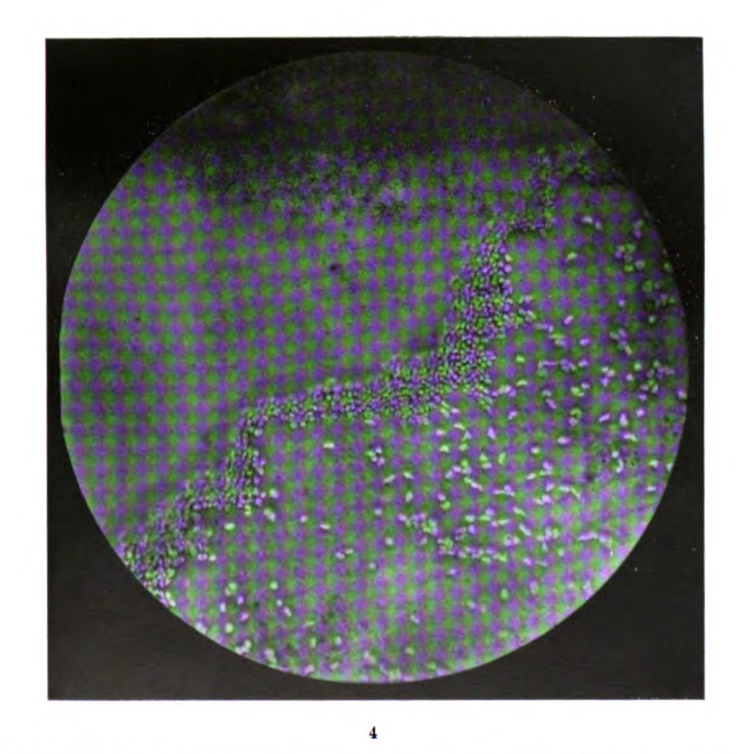
1



2



3



4

ustav **Fischer** in **Jena.**

Untersuchungen zur Morphologie der Amöbenteilung.

Von

Victor Jollos (Berlin).

(Hierzu Tafel 13—16 und 4 Textfiguren.)

Inhalt.

Einleitung.

Während der letzten Jahre sind nicht wenige Untersuchungen über Teilungsvorgänge bei Amöben veröffentlicht worden. Bei zahlreichen Arten haben verschiedene Forscher die Vermehrung Schritt

für Schritt zu verfolgen gesucht, so daß bereits ein reiches, freilich auch an Widersprüchen reiches Beobachtungsmaterial vorliegt. Es ist daher von vornherein selbstverständlich, daß jede neue Arbeit auf diesem Gebiete manche Wiederholungen bringen muß; treten doch naturgemäß die wirklich neuen Einzelbeobachtungen gegenüber den bereits von früheren Untersuchern bald an diesem, bald an jenem Objekte erhobenen Befunden stark zurück. — Aber auf neue Einzelbeobachtungen kommt es bei derartig viel untersuchten Vorgängen auch meist viel weniger an als auf eine Ordnung und einheitliche Zusammenfassung. — Eine solche ordnende allgemeine Darstellung der Morphologie der Amöbenteilung zu geben, ist der Zweck dieser Arbeit: An der Hand einer eingehenden Schilderung der Vermehrung einiger neu untersuchter Arten will sie zeigen, daß wir es bei der Kernteilung der bisher genauer erforschten Amöben im wesentlichen mit zwei durchaus verschiedenen und auf fast jedem Stadium leicht unterscheidbaren Typen zu tun haben. Des weiteren muß sie zu manchen Streitfragen der Cytologie und Systematik dieser Protozoengruppe Stellung nehmen, und dem Verfasser selbst endlich soll sie die morphologische Basis für verschiedene experimentelle Untersuchungen schaffen.

Technische Vorbemerkungen.

A. Materialgewinnung.

Bei der allgemeinen Verbreitung von Amöben, besonders Amöbencysten, ist es bei Anwendung der in den letzten Jahren allgemeiner gebräuchlich gewordenen Kulturmethoden jederzeit leicht, reichliches Untersuchungsmaterial zu erlangen, lassen sich doch fast in jedem Gartenerde-, Moos-, Heu-, Jauche- usw. Aufguß nach einiger Zeit Amöben nachweisen und dann ohne Schwierigkeiten auf Agarplatten oder in Nährlösungen übertragen und weiterzüchten.[1])

(Ich verwandte gewöhnlich Aquariengläser von 15—20 cm Durchmesser und 30—40 cm Höhe, deren Boden in dicker Schicht mit Gartenerde oder dergl. bedeckt wurde, und die ich dann mit abgekochtem Leitungswasser auffüllte. Nach einigen Tagen bis Wochen,

---

[1]) Häufig gelangt man noch einfacher und besser zu Amöben-Rohkulturen, indem man das Ausgangsmaterial, vor allem Gartenerde, direkt auf die Mitte einer Agarplatte bringt.



schneller nach Zusatz von etwas Bouillon, traten in der an der Oberfläche sich bildenden Kahmhaut regelmäßig neben verschiedenen Ciliaten und Flagellaten auch Amöben auf).

Als Kulturmedium dient entweder abgekochtes Wasser mit Zusatz von Hühnereiweiß oder Bouillon, oder aber nach dem Vorgange von Frosch ein fester Nährboden, Agar-agar- oder Gelatineplatten.

Jede dieser beiden Kulturmethoden hat ihre Vorzüge: Im flüssigen Medium sind die Bewegungen der Amöben lebhafter, so daß man auch auf fixierten Präparaten mannigfaltigere Stadien der Pseudopodienbildung erhält. Ferner gewinnt man auf einem Präparat meist eine etwas größere Anzahl von Amöben als bei der Verwendung von Agarplatten. Demgegenüber sind aber die festen Nährböden besonders bei länger dauernden und Unterbrechungen ausgesetzten Untersuchungen entschieden bequemer. Und für die Trennung verschiedener Arten und die Anlage von Einzellkulturen sind sie überhaupt kaum zu entbehren.

Die genauere Zusammensetzung des Nähragars ist von verhältnismäßig geringer Bedeutung, vorausgesetzt natürlich, daß keine die Amöben direkt schädigenden Substanzen verwandt werden und daß sich die für ihre Ernährung unentbehrlichen Bakterien entwickeln können. Ich benutzte neben dem von Frosch angegebenen Bouillon-Pepton-Agar späterhin mit gleichem Erfolge einen nur mit 0,05 proz. Lösung von Liebig's Fleischextrakt hergestellten $1^1/_2$ proz. Agar. Ja an Stelle der Bouillon kann sogar die eiweißfreie Nährlösung nach Knoop oder Molisch und schließlich selbst gewöhnliches Wasser verwandt werden! Bei Anwendung des Wasseragars muß die Platte allerdings vor Übertraguug der Amöben mit Bakterien bestrichen werden, daher empfiehlt sich seine Anwendung (ebenso wie der Ersatz der Bouillon durch eiweißfreie Nährlösungen) nur in Fällen, wo die zu untersuchenden Amöben auf Bouillonagar durch Überwuchern schädlicher Begleitbakterien gefährdet erscheinen.

Die Züchtung der Amöben auf Platten mit Bakterienreinkulturen bietet für die morphologische Untersuchung keinerlei Vorteile, um so mehr als auch bei dem üblichen einfachen Übertragungsverfahren sich in der Regel sehr bald praktisch genommen Reinkulturen von Bakterien ergeben, wie die gleichzeitig erscheinende Arbeit von Oehler darlegt. [1])

Sämtliche von mir untersuchten Amöben vermehrten sich, so weit sie überhaupt kultivierbar waren, auf den festen Nährböden,

[1]) R. Oehler: Amöbenzucht auf reinem Boden. Arch. f. Protistenk. Bd. 37.

speziell den Bouillonagarplatten, dauernd mindestens ebenso gut wie in flüssigen Medien. Die Kernteilungsvorgänge verliefen hier wie dort in durchaus gleicher Weise. Dies sei besonders hervorgehoben, da Zweifel geäußert worden sind, ob die auf Agarplatten kultivierten Amöben ein „normales Verhalten" zeigen.

B. Konservierung und Färbung.

Zur Herstellung von Dauerpräparaten wurden bei den Kulturen in flüssigen Medien Deckgläschen fur 24 Stunden auf die Oberfläche der Flüssigkeit gelegt. Die Amöben haften dann (wie auch schon von Gläser hervorgehoben wurde) in sehr großer Zahl recht fest am Glase, so daß sie beim Konserverieren nicht abgeschwemmt werden.

Von den Plattenkulturen machte ich einfache Abklatschpräparate. Bei einiger Übung erhält man bei diesem Verfahren ein einwandsfrei konserviertes reiches Material. Die von Wasielewski und Hirschfeld angegebene und neuerdings (v. Wasielewski u. Kühn) wiederempfohlene Konservierung durch den Agar hindurch führt keineswegs zu einem besseren Ergebnis, ist aber ganz wesentlich umständlicher.

Als Konservierungsflüssigkeit diente Sublimat-Alkohol nach Schaudinn, Sublimat-Alkohol-Eisessig und Flemming'sche starke Lösung. Zur Färbung neben dem stets bewährten Heidenhain'schen Eisenhämatoxylin Delafield's Hämatoxylin, Alaunkarmin und das Eosin-Azurgemisch nach Giemsa. Besonders schöne Resultate erhält man endlich mit Safranin Lichtgrün, das bisher bei Protozoenforschungen merkwürdigerweise recht wenig, bei Amöben anscheinend noch überhaupt nicht verwandt wurde.[1])

(Am besten bringt man die fixierten und in Alkohol gehärteten Präparate auf 24 Stunden in eine konzentrierte wässerige Lösung von Safranin [Safranin O. Grübler oder eine andere bewährte Marke] spült dann die Farbe in 30 proz. Alkohol ab und bringt das Präparat durch die Alkoholstufen in eine konzentrierte Lösung von Lichtgrün in 96 proz. oder absolutem Alkohol, in der es je nach dem Objekt $^1/_4 - 8$ Minuten evtl. auch länger verbleibt. Sind Zeiten und Lösungen für ein Objekt einmal ausprobiert, so kann man fast ohne Differenzierung unter dem Mikroskope auskommen! Die Methode

[1]) Einige meiner Abbildungen nach derartig gefärbten Präparaten von *Vahlkampfia lacertae* sind bereits in der Mitteilung von Hartmann (Arch. f. Protistenk. Bd. 34) wiedergegeben.



ergibt, wie wohl die Abbildungen dartun, sehr scharfe und klare, konstrastreiche Bilder. Der doch manche Strukturen verschleiernden GIEMSA-Färbung — es braucht kaum noch betont zu werden, daß für cytologische Untersuchungen nur die „feuchte" GIEMSA-Methode in Frage kommt — scheint sie mir an Schärfe überlegen, auch hat sie ihr gegenüber den Vorzug nach jeder Konservierung besonders auch nach Osmiumgemischen in gleicher Weise anwendbar und in ihrer Wirkung erheblich gleichmäßiger zu sein. Ein Umschlagen der Färbung, wie man es bei der launischen GIEMSA-Färbung nie mit Sicherheit ausschließen kann, ist beim Safranin-Lichtgrün nicht zu befürchten. Schwierigkeiten können sich hier nur bei der Beschaffung eines wirklich guten Safraninfarbstoffes ergeben).

Die Doppelfärbungen erschließen uns zwar nichts Neues — denn schon mit einfachen Farbstoffen, besonders dem Eisenhämatoxylin, lassen sich alle Einzelheiten des Teilungsvorganges gut darstellen — aber sie erleichtern die Analyse des Verhaltens verschiedener Kernkomponenten bei der Teilung sehr wesentlich, so daß bei ihrer Anwendung manche Irrtümer früherer Untersucher wohl von vornherein vermieden worden wären. Allerdings können dafür gerade Doppelfärbungen den nicht genügend kritischen Beobachter zu Trugschlüssen veranlassen, indem sie ihn leicht dazu verleiten, gleich gefärbte Kernbestandteile verschiedener Teilungsstadien oder gar verschiedener Arten ohne weiteres zu identifizieren. Es ist daher immer wieder darauf hinzuweisen, daß über Bedeutung und Zusammenhang der einzelnen Kernkomponenten vorläufig allein die entwicklungsgeschichtliche Analyse entscheiden kann, da wir eben noch keine wirklich spezifische Färbung besitzen. Der gleiche Kernbestandteil kann, wie wir auch aus den folgenden Beobachtungen ersehen werden, auf verschiedenen Stadien sich färberisch ganz verschieden verhalten, ohne daß wir daraus schon auf besonders tiefgehende chemische Veränderungen schließen dürfen. — Und treten zu diesen sich aus dem Verhalten des Objektes ergebenden Reaktionsänderungen noch labile Faktoren in dem Verhalten der Farblösung, wie wir sie bei dem erwähnten nicht mit absoluter Sicherheit zu vermeidenden Umschlagen der Giemsafärbung finden, so ist die Deutung different gefärbter Elemente natürlich um so peinlicher von fortlaufenden entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen abhängig zu machen.

Bau und Teilung der untersuchten Arten.

Von den im folgenden zu beschreibenden Formen stammt *Vahlkampfia magna* aus einem Stalljaucheaufguß, *V. lacertae* aus dem Darme von *Lacerta agilis*, *V. debilis* und *Hartmannella aquarum* aus Wasser der Leine, das in der Umgebung von Hannover von Herrn Dr. RIECKENBERG, Assistenten am kgl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin entnommen und mir freundlichst überlassen worden war. Die letztgenannte Art konnte ich späterhin auch aus Wasser des Grunewaldsees bei Berlin züchten. Sämtliche Formen mit Ausnahme von *Vahlkampfia debilis* waren in der angegebenen Weise leicht und dauernd kultivierbar. *V. debilis* trat in dem Leinewasser nach Zugabe von etwas Bouillon in großen Mengen auf, ließ sich aber späterhin weder auf Agarplatten noch in Wasser + Hühnereiweiß längere Zeit weiterführen. Von allen Amöben wurden zur Durchführung oder Kontrolle der morphologischen Untersuchungen Einzellkulturen angelegt, da nur ein derart gewonnenes einheitliches Material die Kombination von Entwicklungsstadien verschiedener Arten unter allen Umständen mit Sicherheit ausschließt.

Bei keiner der hier beschriebenen Arten trat im Laufe der Beobachtungen ein Flagellatenstadium auf oder war trotz vielfacher daraufhin gerichteter Bemühungen zu erzielen.

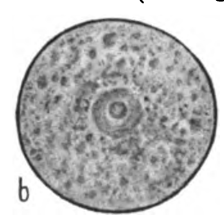
Die Untersuchungen wurden zum größten Teil bereits 1913/14 durchgeführt, Präparate von *Vahlkampfia magna* auf der Freiburger Tagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (Pfingsten 1914) von mir demonstriert, einige meiner Abbildungen von *V. lacertae* von HARTMANN (1914) veröffentlicht. Äußere Verhältnisse zwangen unmittelbar vor der Fertigstellung dieser Abhandlung — August 1914 — zu einer langen Unterbrechung, die sich infolge anderweitiger Arbeiten dann weiter hinausschob. Die Ergebnisse sind also unabhängig und ungefähr gleichzeitig mit den inzwischen längst erschienenen Untersuchungen von DOBELL und v. WASIELEWSKI und KÜHN gewonnen, wurden aber natürlich späterhin in den von diesen Forschern abweichenden Punkten nochmals überprüft, ohne irgendwie abgeändert werden zu müssen.

1. *Vahlkampfia magna* n. sp.

Vahlkampfia magna ist eine in Nährlösungen wie auch in Leitungswasser sich ziemlich langsam fortbewegende im abgekugelten Zustande 20 bis 40 μ im Durchmesser große Amöbe vom *Limax*-Typus.

In Kulturen, besonders auf Bouillon-Agar, wächst sie üppig, encystiert sich aber schon nach kurzer Vermehrungszeit. Bei Zimmertemperatur von 18—20° treten auf festen Nährböden schon am dritten Tage nach der Übertragung zahlreiche Cysten auf, und nach 5—6 Tagen sind fast alle Individuen encystiert. Die kugeligen von einer derben Membran umgebenen Cysten (Textfig. A b) variieren ebenso wie die vegetativen Formen in der Größe nicht unbeträchtlich. Im Mittel wurde ein Durchmesser von 18—20 μ festgestellt, doch sind vor allem auch nur halb so große Cysten keineswegs selten. Typisch für die Cysten von *Vahlkampfia magna* ist eine größere randständige Vakuole, die ebenso wie der große zentral gelegene Kern leicht im Leben beobachtet werden kann (Textfig. A b).





Textfig. A. *Vahlkampfia magna* nach dem Leben. a) Freie Amöbe. b) Cyste. Vergr. ca. 1900.

Außerdem finden sich in ihnen, wie wohl bei den meisten Dauerformen der Amöben der Limaxgruppe zahlreiche gleichfalls im Leben erkennbare Plasmaeinschlüsse von wechselnder Größe, die den Kern unregelmäßig umgeben und sich mit den meisten „Kernfarbstoffen“ intensiv färben (Fig. 25).

Die vegetativen Amöben besitzen ein verhältnismäßig dichtes Plasma, das meist von bräunlichen Körnchen erfüllt ist. Bei der Bewegung, die nach typischer *Limax*-Weise, also unter Aussendung von einem oder nur wenigen breiteren Pseudopodien erfolgt, ist die Scheidung von Ento- und Ectoplasma im Leben gut zu verfolgen, aber doch bei weitem nicht so auffällig, wie bei der im weiteren zu behandelnden *Vahlkampfia debilis*, bei der sich Ento- und Ectoplasma auch im gefärbten Präparat stark abheben (s. Taf. 15 Fig. 55).

Im Leben ist endlich auch bei den freien Amöben der Kern unschwer zu erkennen. Er erscheint als ein durch eine Membran gegen das Plasma deutlich abgegrenztes Bläschen, in dessen Innern ein kompakterer meist kugeliger und von einer helleren Zone umgebener Körper sichtbar ist (Textfig. A a). Genauere Aufschlüsse über seinen Bau sind erst dem gefärbten Präparate zu entnehmen.

Die Safranin-Lichtgrünfärbung zeigt uns ein ziemlich großes intensiv rot erscheinendes Caryosom, das gelegentlich Vakuolen enthält und in der Regel durch einen schmalen lichten Hof vom diffus grün gefärbten und nur bei stärkster Vergrößerung eine feinwabige Struktur offenbarenden Außenkern getrennt wird (Fig. 1). Umschlossen ist der Kern von einer verhältnismäßig dicken Membran. Da diese nicht nur bei allen Konservierungsmethoden hervortritt, sondern auch im Leben nachweisbar ist (s. o.), so kann sie im Falle von *Vahlkampfia magna* nicht „durch einen Fixierungsfehler vorgetäuscht" sein, wie dies v. Wasielewski und Kühn in allzu weiter Verallgemeinerung der bei ihren Objekten (und auch manchen anderen *Vahlkampfia*-Arten) vorliegenden Verhältnisse für alle Limaxamöben annehmen.

Die Größe des Kernes im Vergleich zum Plasma schwankt bei *V. magna* erheblich; und zwar erscheint er bei den älteren Kulturen entstammenden und länger als gewöhnlich der Encystierung entgangenen Amöben auffallend größer. Vor allem ist es hierbei die Außenkernzone, die an Umfang zunimmt.

Bei der Schilderung der Kernteilung müssen wir das Verhalten der erwähnten beiden Kernkomponenten, Caryosom und Außenkern, zunächst getrennt behandeln: Eingeleitet wird die Kernteilung durch ein beträchtliches Anwachsen des Caryosoms, das dabei die Kugelgestalt verliert und sich ständig streckt (Fig. 2, 3). Allmählich tritt dann in seiner Mitte eine Einschnürung auf (Fig. 6), die sich immer mehr vertieft und damit zu den bekannten Hantelfiguren führt (Fig. 4, 5). Schon auf Eisenhämatoxylinpräparaten (vgl. Taf. 14 Fig. 27), besser aber bei Färbung mit Safranin-Lichtgrün macht sich nun ein Unterschied in dem färberischen Verhalten der Caryosomenden, der sog. Polkappen, und des verbindenden Mittelstückes bemerkbar (Fig. 6). Nur die Polkappen färben sich noch intensiv mit Safranin wie früher das ganze Caryosom, das Mittelstück nimmt zunächst einen diffuseren roten Ton an (Fig. 6), um sich bei weiterer Auflockerung grün zu färben, wie wir es recht klar auf Taf. 15 Fig. 49 für eine verwandte *Vahlkampfia*-Art sehen. Bei *Vahlkampfia magna* findet man meist noch etwas weiter vorgeschrittenere Stadien der Auflockerung dieses Verbindungsstückes (Fig. 5), auf denen es sich nur durch den helleren Ton von dem gleichfalls grün gefärbten sich zu dieser Zeit verdichtenden Außenkernmaterial unterscheidet. Noch später geht die Auflockerung so weit, daß die inzwischen unveränderten Polkappen auf den ersten Blick völlig getrennt erscheinen. Es bedarf dann häufig sorgfältigster Beobachtung, um auf dem Safranin-Lichtgrün-

oder Eisenhämatoxylin-Präparat die immer noch vorhandenen zarten verbindenden Züge zu erkennen (Fig. 12—16), die erst mit der allmählichen Herausdifferenzierung feinster achromatischer Fasern (Fig. 15, 16) wieder an Deutlichkeit gewinnen. Stärker tritt diese achromatische Substanz auf allen Stadien bei Giemsafärbung hervor. Dabei erscheint aber das ganze Caryosom ziemlich gleichmäßig blau gefärbt, so daß seine Scheidung in Polkappen- und Verbindungsfasermaterial, ebenso wie diese feinfaserige Mittelstück-Aufdifferenzierung selbst, meist völlig verdeckt wird.

Während dieser Vorgänge am Caryosom spielen sich auch am Außenkern wichtige Umwandlungen ab. War seine Substanz am Anfang gleichmäßig diffus verteilt, so zieht sie sich während der Streckung des Caryosoms in der Mitte zusammen (Fig. 3, 4) und verdichtet sich dann zu einem die Caryosomeinschnürung umgebenden dunkler grün gefärbten Ring (Fig. 5). Schon auf diesem Konzentrationsstadium kann es gelegentlich zu einer queren Durchschnürung dieses Ringes kommen (Fig. 6), meist jedoch schreitet die Verdichtung der Außenkernsubstanz erst noch weiter fort. Der Ring verliert immer mehr an Umfang, und deutlich kann man sehen, daß er aus einer größeren, aber nicht genau feststellbaren Anzahl nebeneinander angeordneter kompakterer Körner besteht (Fig. 14, 15). Gleichzeitig ändert sich auch die Färbbarkeit: Statt wie auf allen vorangegangenen Stadien nur Lichtgrün aufzunehmen, erscheint der Ring allmählich immer ausgesprochener rot (Fig. 14, 15), wenn er auch nicht so intensiv und ausschließlich vom Safranin gefärbt wird wie die Polkappen.

Dieser Färbbarkeitswechsel der Außenkernsubstanzen beruht nicht etwa auf stärkerem Einwirken des Safranins oder schwächerem des Lichtgrüns bei verschiedenen Präparaten, sondern auf Veränderungen der Außenkernsubstanz selbst — ob chemischen oder nur physikalischen muß dahingestellt bleiben. Auf früheren Teilungsstadien nämlich wird der Außenkern auch bei starker allgemeiner Safraninüberfärbung (gegenüber dem Lichtgrün), bei der sogar das Plasma rot erscheint, dennoch rein grün gefärbt, wie die Fig. 59 u. 60 auf Tafel 15 beweisen, auf dem Stadium des Äquatorialringes dagegen rot bei grünem Plasma, wie denn überhaupt die Färbung des Plasmas häufig als Prüfstein für die Beurteilung der Safranin-Lichtgrünfärbung herangezogen werden kann.

Unsere Schilderung der Kernteilung von *Vahlkampfia magna* führte uns somit zu einer Phase, wie sie Fig. 14 oder 15 wiedergibt: Aus dem Caryosom des Ruhekerns sind die beiden intensiv

roten Polkappen und die sie verbindenden feinen achromatischen Fasern hervorgegangen, während der Außenkern einen aus einer Anzahl von Stücken zusammengesetzten in der Mitte zwischen den Polkappen angeordneten Ring bildet, den man als Äquatorialring oder Äquatorialplatte zu bezeichnen pflegt, ohne daß damit gesagt ist, daß seine einzelnen Körner den Chromosomen der Metazoen- oder Metaphytenzellen völlig entsprechen. Will man auch für den Verlauf der Teilung die in der Metazoencytologie üblichen Benennungen nach Möglichkeit übertragen, so würde das soeben geschilderte Stadium die Metaphase darstellen, während die vorangehenden Umwandlungen von Caryosom wie Außenkern die Prophase bilden.

Beim weiteren Verlaufe der Kernteilung, der Anaphase, kommt es zunächst zur Entstehung zweier Tochterplatten, offenbar durch Querteilung der einzelnen Elemente der Äquatorialplatte (wie wir es für eine verwandte Art auf Taf. 14 Fig. 34 abbilden). Dann zu einem Auseinanderrücken der einzelnen chromosomenartigen Elemente der Tochterplatten nach den beiden Polen hin (Fig. 16). Gleichzeitig entfernen sich auch die beiden Polkappen weiter voneinander, während die immer stärker hervortretenden verbindenden Faserzüge sich ständig strecken und unter sich enger zusammenschließen (Fig. 18, 19). Die während des ganzen Teilungsprozesses erhalten bleibende Kernmembran, die sich bis zur Metaphase nur gleichmäßig ausgedehnt hatte, verliert bei dieser Streckung zunächst die Kugelgestalt (Fig. 16) um sich dann in der Mitte einzuschnüren (Fig. 18, 19). Die Analyse der weiteren Entwicklung stößt nun gerade bei *Vahlkampfia magna* auf erhebliche Schwierigkeiten, so daß es erst des vergleichenden Studiums einer großen Anzahl von Teilungsbildern auf dem folgenden Stadium bedurfte, ehe das Verhalten der einzelnen Kernkomponenten mit Sicherheit klargestellt werden konnte. Verursacht werden die Schwierigkeiten einmal durch den starken körnigen Zerfall der Polklappen, der das Bild erheblich verwirrt, sodann durch einen abermaligen Wechsel im färberischen Verhalten einzelner Teile.

Am klarsten tritt in dieser späten Anaphase die achromatische die Pole verbindende Fasersubstanz hervor. Sie erscheint als ein Bündel sich grün färbender Fibrillen (Fig. 21), die sich immer mehr strecken und die beiden Kernhälften auseinandertreiben (oder von ihnen gedehnt werden?). In der Mitte bilden diese Fibrillen einen derben langen Strang, während sie an den beiden Enden kelchartig auseinanderstrahlen (Fig. 2). Nur selten (und nur bei Safranin-

Lichtgrünfärbung) gelang mir die klare Darstellung dieses wichtigen Übergangsstadiums. Denn sehr bald quellen offenbar die einzelnen Fibrillen auf, so daß ein einheitlicher Strang mit stark verdickten Enden entsteht (Fig. 20), der sich zudem mit Safranin statt Lichtgrün färbt und auf HEIDENHAIN-Präparaten an den verdickten Enden tiefschwarz erscheint (vgl. Taf. 14 Fig. 36 u. 37). Diese verdickten Enden, die also ihrer Genese nach nichts anderes darstellen als die verquollene Endausstrahlung des achromatischen Fibrillenbündels, sind für die späten Anaphasen der Vahlkampfienkernteilung äußerst charakteristisch. Sie sind daher häufig beschrieben und abgebildet und als „Zwischenkörper" (GLÄSER 1912) bezeichnet worden. Ihre Entstehung wurde allerdings irrtümlicherweise auf die Tochterplatten zurückgeführt, mit denen sie, wie wir sahen, nichts zu tun haben. Der richtige Zusammenhang wurde erst von WASIELEWSKI und KÜHN in einer nach Abschluß meiner Untersuchungen erschienenen Arbeit an der Hand von GIEMSA- und HEIDENHAIN-Präparaten im wesentlichen klargestellt.

Der zweite aus dem Caryosom hervorgegangene Bestandteil, die kompakten Polkappen, zerfallen bei *Vahlkampfia magna*, wie schon erwähnt, im Verlaufe der Anaphase früher oder später in eine große Anzahl das Safranin auch weiterhin aufnehmender Körner (Fig. 19—21). Erfolgt dieser Zerfall frühzeitig (Fig. 21), so ist das Schicksal der zum Pole gewanderten Tochterplattenchromosomen (Fig. 16, 19) überhaupt nicht erkennbar. In günstigeren Fällen unterscheidet man zwischen den Polkappen und „Zwischenkörpern" eine sich grün färbende Substanz (Fig. 20), die wie der Vergleich mit den später zu besprechenden auf diesen Stadien klarere Verhältnisse bietenden anderen Vahlkampfiaarten lehrt, eben aus den sich offenbar frühzeitig auflösenden Tochterplattenkörnern hervorgehen muß. Den Beginn dieser Auflockerung kann man schon auf der in Fig. 16 wiedergegebenen Anaphase aus der gegenüber der Metaphase (Fig. 15) erheblich grüneren Färbung der „Chromosomen" erschließen.

Mit dem weiteren körnigen Zerfall der Polkappen und dann vielleicht auch des „Zwischenkörpers" verwischt sich das Bild immer mehr, und man findet schließlich nur einen in eine grüne Substanz eingebetteten Haufen roter Körner (Fig. 22) unter denen meist eines besondere Größe besitzt und wohl den „Zwischenkörper" oder dessen Rest darstellt.

Die Kernteilung ist damit bis zur Telophase vorgeschritten. Die Rekonstruktion der Tochterkerne erfolgt nun in der Weise, daß die zahlreichen kleinen rot gefärbten Körner zu größeren zusammen-

fließen (Fig. 23) und schließlich ein neues kompaktes Caryosom bilden, während die grüne Substanz, die die Körner umgab (Fig. 22) wieder klarer hervortritt (Fig. 23) und mit ihrer Ausbreitung zu einem typischen diffusen Außenkern wird. Nur selten kommt es aber in dieser Weise zur Entstehung einer Amöbe mit 2 typischen Kernen, wie sie uns Fig. 24 zeigt. In der Regel erfolgt schon auf dem Stadium der späten Anaphase die Durchschnürung des Plasmas (Fig. 19, 20), nachdem sich die Vahlkampfien zuvor meist völlig abgekugelt haben (Fig. 21). Telophasen trifft man demgemäß gewöhnlich erst an getrennten Individuen vor (Fig. 22, 33).

Bei unserer Schilderung der Kernteilung von *Vahlkampfia magna* haben wir bisher nur den typischen Verlauf berücksichtigt. Tatsächlich findet man aber bei Durchsicht eines großen Materials im einzelnen manche Abweichungen, auf die wir noch kurz eingehen müssen, da sonst keine ganz richtige Vorstellung von den zu beobachtenden Vorgängen erzielt wird, und da nur zu häufig seltenere, sich in das Teilungschema nicht ohne weiteres einfügende Bilder übergangen werden.

Abweichungen vom regelmäßigen Verlauf finden sich einmal im zeitlichen Zusammenhang der Veränderungen von Caryosom und Außenkern: Während in der Regel die Anlage des Äquatorialringes mit der Bildung der Hantelfigur des Caryosoms zusammenfällt, kann gelegentlich noch zur Zeit der scheinbar vollständigen Trennung der Polkappen der Außenkern diffus über die achromatische Verbindungssubstanz verteilt sein (Fig. 13). Und umgekehrt kann der Außenkern vorauseilen und zu den chromosomalen Körnern kondensiert werden, bevor die typische Ausbildung der Polkappen und achromatischen Fasern vollendet ist (Fig. 17), so daß es anscheinend nicht zu einer typischen Metaphase kommt. Beides sind Modifikationen, die auf die relative Unabhängigkeit von Caryosom und Außenkern bei der Teilung hinweisen.

Noch häufiger aber finden wir bei *Vahlkampfia magna* Abänderungen der Prophase des Teilungsverlaufes, wie sie die Figuren, 7—10 darstellen, und die offenbar in folgender Weise zustande kommen: Zu Zeiten intensivster Vermehrung kann man beobachten, daß der Kern der Telophase, wie ihn Fig. 22 zeigt, sich nicht unter Zusammenfließen der zahlreichen Körner weiter rekonstruiert, sondern daß umgekehrt eine immer feinere Verteilung der rot gefärbten Massen und schließlich ihre wirkliche oder scheinbar völlige Vermischung mit der grünen Außenkernsubstanz erfolgt. Der ganze Kerninhalt besteht schließlich aus einer ziemlich unbestimmt, bald mehr grünlich,

bald mehr rötlich gefärbten feinkörnigen Masse, in der meist ein kleines kompaktes von einem hellen Hofe umgebenes Körperchen hervortritt (Fig. 7). Dieses Körperchen teilt sich, und seine beiden Hälften treten durch eine Desmose verbunden auseinander und erscheinen als polare Differenzierungen (Fig. 8). Die zunächst noch unveränderte Masse des Kerns kondensiert sich alsdann zum Teil um diese Pole (Fig. 9—11), die so zu größeren mit Safranin sich stark färbenden Kugeln werden können (Fig. 10). Aus dem Rest entwickelt sich allmählich immer deutlicher hervortretend eine Äquatorialplatte (Fig. 9, 11). In anderen Fällen scheint er aber sich nicht weiter zu differenzieren (Fig. 10), sondern im diffusen Zustande geteilt zu werden, so daß sich ein Stadium wie Fig. 18 unmittelbar anschließt. — Bei all diesen Vorgängen haben wir es offenbar mit überstürzten Teilungen zu tun, unter Ausschaltung von Caryosomrekonstruktion und Ruhekern. Interessanterweise scheint ihr Auftreten durch äußere, die Vermehrungsintensität von *Vahlkampfia magna* steigernde Bedingungen begünstigt zu werden. —

Unsere Darstellung der Kernteilung von *Vahlkampfia magna* hat einen Punkt bisher absichtlich übergangen, um ihn jetzt zusammenhängend zu besprechen: die Beteiligung von Centriolen.

Schon bei der Beobachtung im Leben sieht man nicht selten im Caryosom ein kleines stark lichtbrechendes Körperchen, dem auf den Dauerpräparaten ein intensiver gefärbtes Kügelchen entsprechen dürfte. Mitunter sind es auch zwei. Derartige Bilder sind schon wiederholt gegeben worden. Da aber in der Tat nicht bewiesen werden kann, ob es sich dabei um wirkliche Centriole oder um zufällige Verdichtungen handelt, so sehe ich von ihrer Wiedergabe ab. Anders bei frühsten Prophasen wie Fig. 2. Hier sehen wir zwei durch einen starken Faden verbundene intensiv gefärbte Körperchen, die über den ursprünglichen Rand des Caryosoms herausgetreten sind und offenbar bei ihrem Auseinandertreten einen Teil von dessen Substanz mit ausgezogen haben, Bilder, die es jedenfalls nahelegen, das Zustandekommen der Caryosomstreckung bei der Prophase überhaupt auf einen derartigen Vorgang zurückzuführen und die Körperchen als Centriole anzusprechen. Und wollte man bei derartigen Beobachtungen noch von Zufallserscheinungen reden, so schließen spätere Stadien wie Fig. 11—13 eine solche bequeme Auffassung denn doch aus. Denn mit unabweisbarer Klarheit treten hier an den Polen der Teilungsfigur (Fig. 11, 12) oder in der Mitte der Polkappe intensiver gefärbte und durch eine sich scharf abzeichnende Desmose verbundene Körperchen auf, die sich eben damit

als Centriole dokumentieren [1]). Gerade die Safranin-Lichtgrünfärbung erwies sich für ihre Darstellung besonders geeignet, da sich dabei Centriole und Centrodesmose am intensivsten rot färben und das Safranin auch am längsten festhalten. In ähnlicher Weise treten Centriole und Centrodesmose auch noch bei Anaphasen gelegentlich hervor (Fig. 17) und auch das zuvor bei der überstürzten Teilung erwähnte sich zuerst durchschnürende Körperchen (Fig. 7, 8, 10 [hier schon von Polkappenmaterial umgeben]) dürfen wir jetzt wohl als Centriol bezeichnen.

Diesen besonders in Fällen wie Fig. 11, 12, 13, 17 unbestreitbaren und nicht wegzudeutenden Centriolbefunden gegenüber ist aber auch darauf hinzuweisen, daß bei zahlreichen anderen Teilungsstadien (z. B. Fig. 14—16) keinerlei Zentren trotz genauestem Suchen nachweisbar waren, und daß sie bei der späten Anaphase überhaupt nicht gefunden werden konnten. Ähnliche Feststellungen wurden auch bei allen anderen *Vahlkampfia*-Arten erhoben: neben Teilungsbildern, besonders Metaphasen mit deutlichsten Centriolen und Centrodesmose andere, die trotz anscheinend gleich guter Färbung nichts davon erkennen ließen. Wir wollen uns hier zunächst auf diese tatsächlichen Feststellungen beschränken und ihre Deutung erst später versuchen, nachdem wir zuvor die Teilungsvorgänge bei anderen Amöbenarten kennen gelernt haben.

2. *Vahlkampfia debilis* n. sp.

Vahlkampfia debilis ist wie *V. magna* eine Amöbe von ausgesprochenem *Limax*-Typ, aber wesentlich kleiner. Sie besitzt im vegetativen Zustand einen Durchmesser von 15—20 μ, während der der Cysten selten mehr als 10 μ beträgt, häufiger aber weit unter diesem Maße bleibt. Die Cysten (Fig. 26) wurden nie derart mit Plasmaeinschlüssen vollgepfropft angetroffen, wie man es bei den meisten Vahlkampfien gelegentlich findet (vgl. Fig. 25) meist waren nur 1—5 größere stark färbbare Körperchen nachweisbar. *Vahlkampfia debilis* bewegt sich sehr lebhaft vorwärts, und mit seltener Klarheit tritt bei ihr dabei die Sonderung von Ento- und Ectoplasma hervor, eine Sonderung, die auch im gefärbten Präparat gut zu beobachten ist. Bei Safranin-Lichtgrünfärbung äußert sie sich auch in einer verschiedenen Aufnahme der Farbstoffe. Das Entoplasma erscheint rein grün, das Ectoplasma dagegen violett bis

[1]) Derartige Teilungsbilder sind von mir bereits auf der Freiburger Tagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (Pfingsten 1914) demonstriert worden.



rötlich gefärbt (Taf. 15 Fig. 55). Das Plasma der *V. debilis* ist hell und klar, fast immer frei von Einschlüssen, so daß diese Form für die Beobachtung im Leben besonders günstige Verhältnisse bietet. Der Kern erscheint auch hier als kugeliges Bläschen, in dem sich eine dunklere Masse, das Caryosom abhebt. In dem Caryosom ist wiederum gelegentlich ein stärker lichtbrechendes Körperchen (Centriol?) zu entdecken. Ob der Kern von *Vahlkampfia debilis* eine sehr feine Membran besitzt, oder ob diese nur durch die verschiedene Lichtbrechung der Grenzschichten von Kern und Plasma im Leben, und auf den gefärbten Präparaten durch eine Ausfällung vorgetäuscht wird, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls wäre sie erheblich schwächer als bei *V. magna* ausgebildet. Sonst sind am gefärbten Präparat am Ruhekern die gleichen Strukturelemente wie bei *V. magna* zu unterscheiden: ein bei Safranin-Lichtgrünfärbung einheitlich rot erscheinendes Caryosom und ein Lichtgrün aufnehmender alveolärer Außenkern (Fig. 55).

Auch die Teilung nimmt im wesentlichen den zuvor geschilderten Verlauf, weist aber doch im einzelnen interessante Varianten auf. Wir wollen sie vorzugsweise an der Hand von Eisenhämatoxylinpräparaten verfolgen (Taf. 14), um so auch einen Vergleich der verschiedenen Färbungsmethoden zu ermöglichen. Wie bei *V. magna* schwillt in der Prophase das Caryosom stark an und schnürt sich in der Mitte hantelförmig ein, während der Außenkern sich im Äquator verdichtet (Fig. 27—29); und wieder zeigt sich eine Sonderung des Caryosoms in zwei Komponenten, Polkappen und achromatisches Verbindungsstück (Fig. 27), in dem auch ein geteiltes Centriol hervorzutreten scheint. Doch selten nur erfolgt diese Differenzierung in solcher Weise wie bei *V. magna.* Weit häufiger scheiden sich unmittelbar jederseits eine diffuser gefärbte und mitunter in mehrere Teile zerfallende Polkappe von wechselnder Größe und ein kompakter die „achromatische“ Komponente darstellender Körper (Fig. 29). Nur die achromatischen Körper sind miteinander verbunden und bilden eine Art Hantelfigur, der das Polkappenmaterial außen anliegt (Fig. 29). Aus ihnen kann ein kleines Kügelchen, das Centriol, besonders hervortreten (Fig. 30). Im weiteren Verlauf der Prophase lockern sich die achromatischen Körper auf, und es differenzieren sich aus ihnen eine kleine oder größere Anzahl am inneren Rande der Polkappe gelegener stärker färbbarer Körner sowie verbindende Faserzüge aus (Fig. 32). Meist tritt dabei noch ein polständiges Centriol deutlicher hervor, das beim Fehlen der anderen eben erwähnten Körner als Ausgangs-

punkt aller oder einer größeren Anzahl der Fasern erscheint (Fig. 31). Auch bei Safranin-Lichtgrünfärbung ist diese Sonderung und die Entstehung der Faserzüge aus der achromatischen Komponente deutlich zu erkennen, wie Fig. 56 auf Taf. 15 für ein etwas späteres Stadium zeigt. Während der Scheidung der beiden Caryosomkomponenten und der Herausdifferenzierung der Faserzüge aus der achromatischen Masse verdichtet sich die Außenkernsubstanz weiter und bildet ganz wie bei *V. magna* einen deutlichen aus einer Anzahl von kleinsten, hier kaum unterscheidbaren Elementen zusammengesetzten Äquatorialring (Fig. 32, 33). Und wiederum sind gerade zur Zeit der Metaphase die Centriole klar zu erkennen, da sie und eine sie verbindende Desmose sich von den anderen aus der achromatischen Substanz entstandenen Fasern gut abheben (Fig. 32—34). Im weiteren Verlauf der Teilung ist dies bald nicht mehr der Fall. Wohl kann man sie in der frühen Anaphase gelegentlich noch unterscheiden (Fig. 34). Auf einem späteren Stadium war es mir ähnlich wie bei *V. magna* nicht mehr mit Sicherheit möglich; man beobachtet dann eine größere Anzahl ungefähr gleich entwickelter Fasern (Fig. 35). Die aus dem Außenkern hervorgegangene Äquatorialplatte (Fig. 32, 33, 56), hat inzwischen durch offenbar quere Teilung zwei Tochterplatten gebildet (Fig. 34), die polwärts auseinandertreten. Sehr bald lockert sich nun das die einzelnen chromosomenartigen Elemente bildende Material auf und verteilt sich diffus oder als feinste Körnchen über die jetzt stärker hervortretenden achromatischen Fasern (Fig. 35). Ohne Kenntnis der typischen Metaphasen und frühen Anaphasen (Fig. 32—34) wäre man leicht versucht eine solche spätere Anaphase unmittelbar an eine Prophase wie Fig. 31 anzuschließen und damit den ganzen Teilungstypus der Amöbe zu verkennen. Im weiteren Verlaufe der Kernteilung von *V. debilis* kommt es alsdann zu dem uns von *V. magna* her bekannten starken Auseinandertreten der entstehenden Tochterkerne unter Streckung und Vereinigung der achromatischen Verbindungsfasern (Fig. 57, 36). Deutlicher aber als bei *V. magna* sind hier auch auf diesem und den daran anschließenden Stadien die einzelnen Kernbestandteile zu unterscheiden, da hier der körnige Zerfall der Polkappen ausbleibt. Wir sehen daher auf Fig. 36 auf beiden Seiten Polkappen und kelchartige Ausstrahlung des fibrillären Verbindungsstranges als ziemlich einheitlich dunkel gefärbte Körper und zwischen ihnen das heller erscheinende aus den Tochterplatten entstandene Außenkernmaterial. Bei Safranin-Lichtgrünfärbung hebt sich die grüne Tochterplattensubstanz von dem tief roten sie umgebenden Pol- und Zwischenkörper (= Fibrillen-

kelch) besonders schön ab (Fig. 58) und auch die Natur des „Zwischenkörpers“ als verquollenes Endstück der Verbindungsfasern ist leichter zu erkennen (Fig. 57, 58). Ein Teil der achromatischen Fasern (Centrodesmose?) verläuft in der Mitte über den „Zwischenkörper“ hinweg oder durch ihn hindurchtretend bis zur Polkappe. — Diese Anordnung findet man auch noch nach dem Schwinden der Verbindung zwischen den beiden Tochterkernen (Fig. 37), das sehr häufig von einer Drehung des einen Tochterkernes gefolgt ist, so daß nicht mehr entsprechende Stücke einander gegenüberliegen (Fig. 37, 39, 40). Es unterbleibt auch jetzt der körnige Zerfall der Polkappen, und die Telophase vollzieht sich in der Weise, daß der „Zwischenkörper“ sich abkugelt (Fig. 38), dann näher an die häufig gleichfalls abgekugelte Polkappe herantritt (Fig. 39, 40), um schließlich mit ihr zu verschmelzen (Fig. 41, 42). Das aus den Tochterplatten stammende Material ist während dieser ganzen Entwicklung getrennt nachweisbar; es liegt zunächst noch zwischen Polkörper und Zwischenkörper (Fig. 37—40) breitet sich dann allmählich aus und bildet einen neuen Außenkern (Fig. 41, 42). Damit und mit der Vereinigung von Pol und Zwischenkörper zu einem einheitlichen Caryosom ist das typische Bild des Ruhekerns wieder erreicht.

Im Verlaufe der eben geschilderten Telophase treten somit Stadien auf, die manchen Prophasen zum Verwechseln ähnlich sind (man vergleiche z. B. die Kerne der Fig. 38 u. 28). In beiden Fällen findet man zwei intensiv gefärbte miteinander verbundene Kugeln (Hantelfigur) und um diese Verbindung herum eine verdichtete Außenkernschicht. In der Regel ist freilich in der Telophase die eine, den „Zwischenkörper“ darstellende Kugel kleiner als die aus der Polkappe hervorgegangene. Besteht aber ein solcher Größenunterschied nicht, so ist es gelegentlich fast oder überhaupt unmöglich zu entscheiden, ob ein Anfangs- oder ein Endstadium der Kernteilung vorliegt, ob also der Außenkern im Begriffe ist sich weiter zu verdichten oder umgekehrt aufzulockern, und ob die Hantel die Teilung des Caryosoms darstellt oder die Wiedervereinigung seiner „achromatischen“ und Polkappenmaterialkomponente. In manchen Fällen läßt sich bei Eisenhämatoxylinfärbung oder auch bei Verwendung von Safranin-Lichtgrün ein Unterschied in dem Verhalten von Zwischen- und Polkörper nachweisen, indem der Zwischenkörper einen helleren (resp. grünlicheren) Ton annimmt (Fig. 40, 42), in anderen (und auf allen Giemsapräparaten) war keine Differenz nachweisbar.

Die Schwierigkeit der richtigen Beurteilung derartiger Telophasen besteht natürlich besonders dann, wenn sie erst nach vollzogener Plasmadurchschnürung auftreten, wie dies bei *Vahlkampfia debilis* gelegentlich der Fall ist. Die Zellteilung kann bei dieser Art zur Zeit der späten Anaphase auftreten, verzögert sich aber meist bis zur mittleren Telophase (Fig. 39—40) oder sogar bis nach der vollständigen Kernrekonstruktion. Eine Abkugelung der Amöbe geht ihr n i c h t voraus.

3. Weitere *Vahlkampfia*-Arten.

Eine Reihe weiterer Amöben der Limaxgruppe wurde zu Vergleichszwecken untersucht. Bei allen fand sich ein durchaus entsprechender Ablauf der Teilungsvorgänge, ohne neue erhebliche Modifikationen irgendeines der beobachteten Stadien.

A. *Vahlkampfia* spec.

Von einer durch ihre Größe und ihr klares grob-alveoläres Plasma besonders auffallenden Form aus dem Wasser der Leine seien einige charakteristische Bilder als Beleg wiedergegeben: Auf Taf. 14 zeigt uns Fig. 43 eine normale vegetative Amöbe, deren Kern nur durch die relativ starke Entwicklung des Außenchromatins von den bei *V. magna* und *V. debilis* beschriebenen Verhältnissen abweicht. Auf Fig. 44 — und ebenso auf Fig. 59 und 60 bei Safranin-Lichtgrünfärbung — sehen wir eine typische Prophase, hantelförmige Einschnürung des Caryosoms und Verdichtung des Außenkernmaterials um den Äquator der Caryosomhantel. Fig. 60 läßt auch den Beginn der deutlichen Sonderung von Polkappen und achromatischer Caryosomkomponente erkennen. Fig. 45 zeigt dann eine schöne Metaphase, stark gefärbte Polkappen, die durch achromatische Züge verbunden sind, und eine gut entwickelte Äquatorialplatte, Fig. 46 endlich die bekannte Anaphase mit Polkappen, Verdichtungen der „achromatischen" Caryosomkomponente und der sich auflockernden Substanz der Tochterplatten. Hervorgehoben sei dabei noch, daß es sich um mit DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbte Präparate handelt, daß also schon ein solcher einfacher Farbstoff im wesentlichen alle Einzelheiten des Teilungsvorganges der Vahlkampfien erkennen läßt, so daß sich sogar die Centrodesmose von den feinen achromatischen Zügen abhebt (Fig. 45).

B. *Vahlkampfia lacertae* HARTMANN.

Mit einigen Worten muß endlich noch auf die Kernteilung von *Vahlkampfia lacertae* HARTMANN aus dem Darme der Eidechse ein-

gegangen werden, da hierüber eine Kontroverse entstanden ist. Mit dem Namen *Amoeba lacertae* wurde von Hartmann (Hartmann und v. Prowazek 1907) eine aus dem Enddarm von *Lacerta agilis* auf Bouillonagar übertragene und dauernd weiter gezüchtete Limax-Amöbe bezeichnet, deren Vermehrung späterhin Nägler (1909) beschrieb. Nägler schildert die Kernteilung als Promitose, bei der Polkappen wie Äquatorialplatte und achromatische Strukturen aus dem Caryosom hervorgehen und deutliche Centriole mit Centrodesmose auftreten. Diese Nägler'sche Darstellung, die allerdings, besonders in den beigegebenen Abbildungen, unseren jetzigen Anforderungen nicht genügt, ist nun von Dobell (1914) aufs entschiedenste bestritten worden, und zwar wird nicht nur die Anwesenheit von Centriolen geleugnet, sondern auch der ganze Kernteilungsprozeß an der Hand zahlreicher Figuren wesentlich anders beschrieben. Er verläuft zwar auch nach Dobell ganz ohne Beteiligung von Elementen des Außenkerns, aber ohne Ausbildung einer Äquatorialplatte und der weiteren bei der *Vahlkampfia*-Teiluug von uns behandelten charakteristischen Stadien. Vielmehr würde es sich um eine komplizierte Amitose handeln, wenn auch Dobell auf die Besonderheiten der von ihm geschilderten Vorgänge gegenüber Mitose wie Amitose hinweist.

Wie nun bereits Hartmann kurz ausgeführt hat, handelt es sich bei der von Dobell untersuchten Amöbe aus dem Eidechsendarm um eine von *Vahlkampfia* (*Amoeba*) *lacertae* verschiedene Art. Im Darme der Eidechse kommen eben, zum mindesten gelegentlich, mehrere Amöben der Limaxgruppe vor. So konnte ich im Laufe meiner Amöbenuntersuchungen drei verschiedene Arten daraus züchten, von denen eine mit der Hartmann-Nägler'schen Form identisch war, aber keine der Amöbe Dobell's entsprach!

Die echte *Vahlkampfia lacertae* Hartmann (Fig. 47—54) teilt sich, wie meine Untersuchungen ergaben, durchaus in der von uns für die zuvor behandelten Vahlkampfien beschriebenen Weise, so daß wir uns auch hier auf die Wiedergabe einiger charakteristischer Bilder beschränken und im weiteren auf den bei *V. magna* und *V. debilis* dargestellten Teilungsverlauf verweisen können.

Taf. 15 Fig. 47 zeigt uns eine vegetative Amöbe mit typischem Ruhekern in Safranin-Lichtgrünfärbung. Das kugelige rot gefärbte Caryosom ist von einem diffus grün erscheinenden (von Nägler nicht beachteten) Außenkern umgeben. In Fig. 48 und 49 erkennen wir die bekannten Prophasen, sehen daß auch hier der Außenkern sich zur Äquatorialplatte verdichtet und das Caryosom sich unter

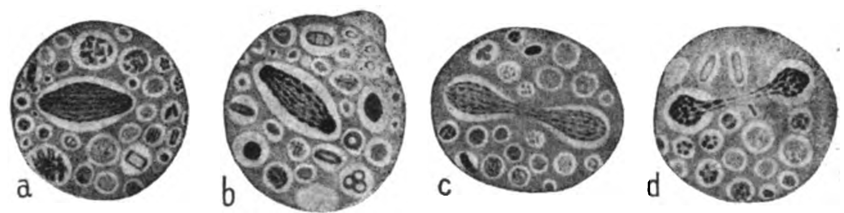
Differenzierung von Polkappen und achromatischer Verbindungssubstanz erheblich streckt. Gerade diese Sonderung der Caryosomkomponenten und die Entstehung der achromatischen Züge (Spindelfasern) aus dem Caryosom tritt auf Fig. 49 besonders klar hervor; ihre weitere Ausbildung auf Fig. 50, die uns ebenso wie Fig. 51, 52 eine deutlich entwickelte Äquatorialplatte zeigt. Fig. 51 und vor allem Fig. 52 beweisen ferner wohl unanzweifelbar die tatsächliche Existenz von Centriolen auch für *V. lacertae.* In Fig. 53 haben wir endlich ein der Ausbildung des „Zwischenkörpers" unmittelbar vorangehendes Stadium der Anaphase vor uns. bei dem die Substanz der Tochterplatten sich nur schwach von den sich wieder verdichtenden achromatischen Fasern abhebt, während die in Fig. 54 wiedergegebene Telophase uns zeigt, daß es bei *V. lacertae* ähnlich wie bei *V. magna* vor der Rekonstruktion der neuen Kerne zu einer Zerbröckelung der caryosomalen Bestandteile kommt.

Die Darstellung Nägler's entspricht also trotz ihrer Unzulänglichkeit und trotz der Verkennung der Rolle des Außenkernes in den zwei von Dobell besonders bestritteuen Feststellungen, dem Auftreten einer Äquatorialplatte und von Centriolen mit Centrodesmose, durchaus den Tatsachen.

Aber nicht allein die echte *Vahlkampfia lacertae,* sondern auch die mit ihr von Dobell irrtümlich identifizierte (nunmehr als *Vahlkampfia dobelli* Hartmann zu bezeichnende) Amöbe aus dem Eidechsendarm scheint mir entgegen seiner abweichenden Darstellung sich dennoch in den allgemeinen Kernteilungstypus der Vahlkampfien einzufügen, wie wir ihn zuvor verfolgt haben.

Zunächst übersieht auch Dobell, ganz wie Nägler, den Außenkern seiner Amöbe, der aber, wie seine Fig. 7 andeutet und wie ich mich an einem von ihm Herrn Prof. Hartmann übersandten Präparate trotz der hierfür ungünstigen Färbung überzeugen konnte, wohl vorhanden ist und sich anscheinend ganz wie bei den anderen Vahlkampfien während der Prophase verdichtet. Abgesehen hiervon und von der für Dobell's Form charakteristischen frühzeitigen Körnelung des Caryosoms würden also seine Fig. 2—8 ganz den Prophasen von *V. magna, debilis* usw. entsprechen. Von seinen übrigen Teilungsbildern stimmen dann Fig. 12, 13 (hier Textfig. B a, b) mit unserer Fig. 35 aufs beste überein, während seine Fig. 15, 16 (= Textfig. B c, d) das Stadium unserer Fig. 19 wiedergeben, wovon man sich leicht an der Hand der Reproduktion in Textfig. B überzeugen wird.

Sämtliche wichtigeren Stadien DOBELL's sind also auch im Verlaufe der Teilung von *Vahlkampfia magna* und *V. debilis* beobachtet. Aber DOBELL begeht, scheint mir, bei ihrer Wertung und Aneinanderreihung gerade den Irrtum, der, wie wir sahen, sich auch bei der Teilung von *V. debilis* bei unvollständigeren Befunden leicht aufdrängen konnte. Abgesehen von den erwähnten Prophasen handelt es sich immer um etwas verschleierte mittlere Anaphasen,



Textfig. B. Teilungsbilder von *Vahlkampfia dobelli* HARTMANN. Nach DOBELL 1914.

während die von uns außerdem beschriebenen früheren und späteren Stadien, die erst ein richtiges Bild von dem Verlauf der Teilung geben, bei DOBELL fehlen. Daß dabei aber nur Lücken des infolge der starken Körnelung schwieriger zu analysierenden Beobachtungsmaterials vorliegen und die Kernteilung also auch bei *Vahlkampfia dobelli* nach typischer Vahlkampfiaweise verläuft, erscheint mir bei den erwähnten Übereinstimmungen unabweisbar.

4. Kernkonstitution und Teilung der Vahlkampfien.

Unsere Beobachtungen an einer Reihe von Amöben der Gattung *Vahlkampfia* hat uns gezeigt, daß bei allen untersuchten Arten im wesentlichen der gleiche Bau des Kernes und der gleiche Verlauf der Kernteilung vorliegt, die wir somit als für die Gattung typisch noch einmal zusammenfassen wollen:

Der Kern der Vahlkampfien besteht aus einem großen Caryosom und einem fein alveolären Außenkern von bald stärkerer bald schwächerer Färbbarkeit. Eine Kernmembran kann vorhanden sein, braucht es aber nicht.

Bei der Teilung differenziert sich das Caryosom in die stark färbbaren Polkörper und eine achromatische die Verbindungsfasern bildende Komponente (mit Centriolen und Centrodesmose). Der Außenkern bildet die Äquatorialplatte und ihre Abkömmlinge. Caryosom und Außenkernmaterial bleiben während der ganzen Teilung morphologisch streng gesondert. Trotz der intensiveren Aufnahme aller „Chromatinfarbstoffe“ (abgesehen von der roten

Komponente des GIEMSA-Gemisches) durch das Caryosom darf man daher im strengeren morphogenetischen Sinne nur die sich zur Äquatorialplatte verdichtende Außenkernsubstanz als Chromatin (= Chromosomensubstanz) bezeichnen.

Bei der Kernteilung der Vahlkampfien lassen sich folgende charakteristische Stadien unterscheiden:

Prophase: Anwachsen und hantelförmige Einschnürung des Caryosoms (Centriolteilung), äquatoriale Verdichtung des Außenkerns.

Metaphase: Sonderung von Polkappen und achromatischen Fasern (dabei Centriole und Centrodesmose). Ausbildung eines Äquatorialringes, dessen Elemente bald wenig herausdifferenziert sind, bald körnchen-, stäbchen- oder fadenförmige „Chromosomen" bilden.

Frühe Anaphase: Tochterplattenbildung durch Querteilung der Elemente des Äquatorialringes. Wanderung der Tochterplatten zu den Polen.

Späte Anaphase: Auseinanderweichen der Kernhälften. Streckung und Zusammentreten der achromatischen Fasern zu einem Fibrillenbündel mit kelchartigen, den „Zwischenkörper" darstellenden Ausstrahlungen an den Polen. Zwischen Polkappen und Zwischenkörper liegt die noch in einzelne Elemente differenzierte oder schon aufgelöste Tochterplattensubstanz.

Telophase: Trennung der Tochterkerne und Rekonstruktion durch Ausbreitung der Tochterplattensubstanz zum Außenkern und Zusammenfließen von Pol- und Zwischenkörper, direkt oder nach körnigem Zerfall.

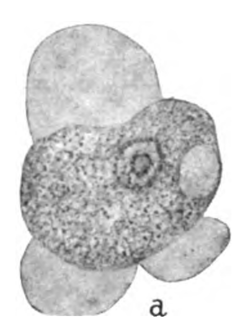
Bei dieser allgemeinen Charakterisierung der Kernteilungsvorgänge haben wir auch schon die von früheren Untersuchern bei anderen Arten festgestellten Verhältnisse, so weit es erforderlich war, berücksichtigt.

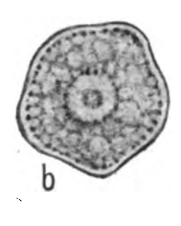
Die Grundzüge der Vahlkampfiakernteilung sind bereits in der Arbeit von VAHLKAMPF (1904) zum größten Teile erkannt und die meisten charakteristischen Stadien richtig abgebildet worden. Abgesehen von Centriolen und Centrodesmose übersah VAHLKAMPF nur den Außenkern und seine Bedeutung für die Kernteilung. Er führte demgemäß auch die Äquatorialplatte irrtümlicherweise auf Caryosommaterial zurück, ließ also die ganze Kernteilung am Caryosom ablaufen, ein Irrtum, der auch von den nächsten Untersuchern (HARTMANN, NÄGLER u. a., neuerdings auch DOBELL) begangen wurde. DOBELL, und ebenso vor ihm GLÄSER bei seiner (*Amoeba* =) *Vahl-*

kampfia tachypodia, konnte, wie wir sahen, überhaupt keine Ausbildung einer Äquatorialplatte finden, fügte daher Anaphasen an Prophasen und mußte so den ganzen Teilungstypus verkennen. Centriole wurden von HARTMANN, NÄGLER, CHATTON u. a. beschrieben, die Entstehung der Äquatorialplatte aus dem Außenkern später von BEAUREPAIRE-ARAGAO, CHATTON, sowie v. WASIELEWSKI und HIRSCHFELD unabhängig voneinander klargestellt, nicht dagegen die weiteren Schicksale des Außenkernmaterials. Die dauernd getrennte Entwicklung von Caryosom und Außenkern zeigten schließlich v. WASIELEWKI und KÜHN in einer schon nach Abschluß der vorliegenden Vahlkampfiauntersuchungen erschienenen Arbeit, in der sie auch die Entstehung des Zwischenkörpers richtig ableiteten.

5. *Hartmannella aquarum* n. sp.

Während alle bisher behandelten Amöben in Bau und Kernteilungsvorgängen weitgehendste Übereinstimmung zeigten, finden wir bei der nunmehr zu besprechenden Art wesentlich abweichende Verhältnisse. Am lebenden Objekte erscheinen die Unterschiede zunächst nicht sehr auffällig: Die Größe, 15—25 μ im Durchmesser, entspricht der mancher Vahlkampfien, die Bewegungen erfolgen wie bei diesen mittels breiter Pseudopodien, von denen allerdings meist mehrere gleichzeitig ausgesandt werden, was der Amöbe ein unregelmäßigeres Aussehen verleiht (Textfig. C a). Die Sonderung von





Textfig. C. *Hartmannella aquarum* nach dem Leben. a) Freie Form. b) Cyste. Vergr. ca. 1900.

Ento- und Ectoplasma ist leicht zu beobachten, da die Ectoplasmaschicht bei der Vorwärtsbewegung sehr breit wird; dennoch verwischt sie sich auf gefärbten Präparaten. Das verhältnismäßig dicht erscheinende Entoplasma ist fast immer von zahlreichen kleinen Einschlüssen, Bakterien und ihren Überresten u. dgl. erfüllt, ein Umstand,

der die Beobachtung nicht nur im Leben, sondern häufig auch am gefärbten Präparat erschweren kann. Trotzdem läßt sich der bläschenförmige Kern mit Caryosom und großem Außenkern leicht im Leben auffinden; ebenso eine zu auffallender Größe anwachsende, bei der Vorwärtsbewegung meist im hinteren Ende der Amöbe gelegene kontraktile Vakuole (Textfig. C a). Die Cysten besitzen im allgemeinen eine etwas weniger derbe Membran und — vielleicht im Zusammenhange damit — eine weniger regelmäßige Gestalt als die der Vahlkampfien. Neben kugeligen trifft man auch ovale und selbst vier- und mehreckige (Textfig. C b). Ihr Durchmesser schwankt zwischen 10 und 15 μ. Die Cysten erscheinen auf festen Nährböden bei Zimmertemperatur gewöhnlich erst nach 8—10 Tagen oder noch später, doch erfolgt auch die Vermehrung bei *Hartmannella aquarum* erheblich langsamer als z. B. bei *Vahlkampfia magna.* Auch ist die Amöbe wesentlich empfindlicher und wird verhältnismäßig leicht von Bakterien überwuchert.

Auf dem gefärbten Präparate zeigt schon der Ruhekern gewisse Unterschiede gegenüber dem bei den Vahlkampfien beschriebenen Bau: Wieder sehen wir zwar ein kompaktes Caryosom, einen alveolären Außenkern und eine sehr feine Kernmembran, aber die Außenkernschicht tritt durch Größe und Färbbarkeit bei *Hartmannella aquarum* viel mehr hervor und läßt ihren netzig-wabigen Bau klar erkennen (Fig. 61). Häufig, aber keineswegs regelmäßig, finden sich außerdem kleine stärker gefärbte Körnchen den Wabenwänden eingelagert. Das relativ kleine Caryosom weist meist einen einheitlichen dichten Bau auf; gelegentlich treten im Innern eine oder mehrere kleine Vacuolen hervor, gelegentlich zeigt sich auch ein Unterschied in Dichtigkeit und färberischem Verhalten von Außenschicht und Innerem des Caryosoms, ein Unterschied, den man in vereinzelten Fällen auch im Leben zu erkennen glaubt, der aber vielleicht schon den Beginn der Teilungsvorgänge anzeigt. Mit Safranin-Lichtgrün färbt sich das Caryosom leuchtend rot, der Außenkern rein grün, abgesehen von den eingelagerten Körnchen, die auch das Safranin etwas aufnehmen. Entsprechend erscheint bei Giemsafärbung das Caryosom blau, der Außenkern rot.

Völlig anders als bei den Vahlkampfien erfolgt aber bei *Hartmannella aquarum* die Kernteilung: Sie erfaßt hier ganz vorzugsweise nur das Caryosom, während der so viel stärker entwickelte Außenkern morphologisch eine recht sekundäre Rolle spielt.

Eingeleitet wird die Teilung auch bei *Hartmannella aquarum* durch ein Anwachsen des Caryosoms (Fig. 62, 63), das aber zugleich

eine immer stärker hervortretende Sonderung in eine auf Eisenhämatoxylin- oder Alaunkarminpräparaten hellere Innensubstanz und eine, diese in der Regel ringförmig umschließende, dunkler gefärbte Außenschicht erkennen läßt. Der dunkle Ring ist nicht immer geschlossen (Fig. 64, 65), bildet auch nicht immer den äußersten Rand des Caryosoms, zumal wenn dieses bei seinem Anwachsen und seiner Differenzierung nicht kugelig oder nierenförmig (Fig. 62, 63) erscheint, sondern unregelmäßige Gestalt annimmt. Auf Safranin-Lichtgrünpräparaten wird die Außenschicht im Gegensatz zur sich zuerst aufhellenden und dann grünlich erscheinenden inneren Masse dunkler, aber dabei nicht im reinen Safraninton gefärbt (Fig. 61 b), während sie sich bei Anwendung des Giemsagemisches dunkelviolett oder rötlich von der blauen Innensubstanz des Caryosoms abhebt (Fig. 61 a). Bei beiden Färbungen tritt übrigens schon von vornherein die körnige Beschaffenheit der Ringstruktur hervor, die auf den Eisenhämatoxylinpräparaten erst etwas später zu erkennen ist. Gelegentlich erfolgt die Differenzierung der beiden Caryosombestandteile in abweichender Weise: Die dunklere (resp. mit der roten Komponente des Giemsa-Gemisches gefärbte) Substanz bildet keinen Ring, sondern liegt der Masse des Caryosoms als eine Kalotte auf; oder endlich, sie tritt als körniger vielfach verschlungener (Fig. 66) oder mehrere Spiralen zeigender Faden hervor, doch sind diese letztgenannten Bilder, die zum Teil große Ähnlichkeit mit den inzwischen von Dobell für die offenbar nah verwandte (*Amoeba* =) *Hartmannella glebae* beschriebenen Verhältnissen haben, im Vergleich zu der einfachen ringförmigen Differenzierung (Fig. 62 bis 65) seltener. — Im weiteren Verlaufe der Entwicklung verdichtet sich die Substanz des Ringes immer mehr, und man erkennt, daß er aus einer Anzahl perlenschnurartig aneinander gereihter kompakter Körner besteht (Fig. 64). Während des Fortschreitens dieses Verdichtungsprozesses der Ringsubstanz nimmt das Caryosom als Ganzes an Umfang nicht unerheblich ab. Es verliert meist seine Kugel- oder Nierengestalt und erscheint schließlich scheibenförmig zusammengedrückt, wobei die in die einzelnen Körner aufgelöste dunkle Ringschicht die Mitte des Scheibenrandes umfaßt. Man erhält somit in der auf diesem Stadium am häufigsten anzutreffenden rein seitlichen Ansicht der Caryosomscheibe Bilder wie Fig. 68, bei denen die ringförmige Anordnung schwer zu erkennen ist. Bei gleichzeitig etwas polarer Aufsicht tritt sie dagegen klar hervor (Fig. 67).

Während dieser Vorgänge am Caryosom hat sich der Außenkern morphologisch fast gar nicht verändert. Seine Färbbarkeit ist

die gleiche geblieben und ebenso sein wabiger Bau (Fig. 62—68 und 61c). Nur gewinnt man den Eindruck, daß während des Anwachsens des Caryosoms sich die Alveolen des Außenkerns verkleinern und er dadurch etwas dichter erscheint, wie wenn ihm Flüssigkeit entzogen würde. Die feine Membran des Ruhekerns ist zu Beginn des Teilungsprozesses verschwunden (vgl. Fig. 62—64). Die Amöbe kann anfangs noch Pseudopodien aussenden, hört aber in der Regel schon zur Zeit der frühen Prophase mit ihren Bewegungen auf. Sehr häufig beobachtet man ferner zu Beginn der Caryosomdifferenzierung das Auftreten einer großen Vakuole in unmittelbarer Nähe des Kernes (Fig. 62). Später schwindet sie wieder.

Den in Fig. 67, 68 wiedergegebenen aus einer nicht genau feststellbaren (aber etwa 10—16 betragenden) Anzahl von distinkten Körnern gebildeten und von der schwächer färbbaren caryosomalen Substanz umgebenen Ring müssen wir seiner Struktur wie seinem weiteren Verhalten nach als Äquatorialring (Äquatorialplatte), seine einzelnen Elemente als Chromosomen oder wenigstens chromosomenähnliche Gebilde bezeichnen. Der ganze Teilungsprozeß wäre somit bis zur Metaphase gediehen. In einer Minderzahl von Fällen kam es freilich noch zu einer typischeren Metaphasenausbildung: Aus der helleren Substanz des Caryosoms, die wir nunmehr als „achromatische“ bezeichnen wollen, entwickelt sich zunächst noch bei erhaltenem, aber nicht mehr die klare alveoläre Struktur aufweisenden Außenkern eine an den Polen breit abgesetzte Spindel (Fig. 73), die sich immer mehr streckt und dabei etwas zuspitzt. Die Substanz des Außenkerns scheint sich an dem Aufbau der Spindel zu beteiligen, jedenfalls schwindet sie allmählich und ist schließlich nicht mehr nachweisbar (Fig. 74). Wir sehen dann eine typische Metaphase mit Äquatorialplatte, gut entwickelter achromatischer Spindel, die zwar weniger breit ausläuft als auf dem Stadium von Fig. 73, andererseits aber auch nur selten klare spitze Pole mit centriolartigen Körperchen besitzt (Fig. 74). Denn trotz des typischen Spindelbildes mit Centriolen unserer Fig, 74 dürfen wir hier nur von centriolartig erscheinenden Körperchen sprechen, da eine sichere Unterscheidung von den zahlreichen das ganze Plasma erfüllenden Körnchen bei *Hartmannella aquarum* nicht möglich ist und bei der Menge der Plasmaeinschlüsse und dem Fehlen einer Kernmembran auf diesen Stadien zufällige Lagebeziehungen zur Spindelfigur nicht ausgeschlossen werden können.

Derartige typische Metaphasen wie Fig. 74 traten aber wie

gesagt bei meinem — von einer Einzellkultur gewonnenen! — Material nur als seltenere Modifikationen des Teilungsverlaufes auf. Für gewöhnlich schließt sich an das in Fig. 67, 68 wiedergegebene Stadium unmittelbar die Teilung der Äquatorialplatte, also die Anaphase an. Jedes der chromosomartigen Körner teilt sich der Quere nach (Fig. 69). Die auf diese Weise entstehenden Tochterplatten rücken auseinander, während die ursprünglich einheitlich erscheinende achromatische Substanz des Caryosoms sich in allmählich klarer sichtbare Spindelfasern umwandelt (Fig. 70, 71). Unter den Spindelfasern tritt gelegentlich eine besonders hervor, die von Pol zu Pol zu verfolgen ist und hier in kleine dunkler gefärbte Körperchen mündet — Centrodesmose und Centriole — (Fig. 70). In der Regel aber finden wir tonnenförmige Spindeln ohne derartige polare Differenzierung (Fig. 71, 72, 75).

Noch während der frühen Anaphase umgibt der Außenkern morphologisch unverändert (Fig. 69) oder nur verschwommener in seiner Struktur erscheinend (Fig. 70, 71) das in Tochterplatten und Spindelanlage differenzierte Caryosom — wohl der schlagendste Beweis für seine sekundäre Rolle bei der Kernteilung von *Hartmannella aquarum*. Ja selbst noch auf späteren Stadien, wenn die Tochterplatten bereits weit auseinandergerückt sind und die Spindelfasern stark hervortreten, ist er (oder doch ein Teil von ihm) in einzelnen Fällen unverändert zwischen den Spindelfasern liegend zu erkennen! (Fig. 72). Meist hat er sich allerdings in der späten Anaphase aufgelöst. Ein Teil seiner Substanz scheint an dem weiteren Aufbau der Spindelfigur teilzunehmen, bei der die die Tochterplatten verbindenden Fasern leicht nachweisbar sind, während polar von den Tochterplatten nur eine sich ganz diffus färbende Kappe auftritt (Fig. 75, 76). Das Eisenhämatoxylin nimmt diese Kappe fast gar nicht auf resp. gibt es sehr rasch wieder aber. Bei Safranin-Lichtgrünfärbung, bei der die Äquatorialplatte und die Tochterplatten rot, aber ebenso wie zu Beginn ihrer Differenzierung (s. o.) nicht im reinen Safranintone erscheinen, nimmt sie einen schwachen grünlichen, bei Giemsafärbung einen offenbar leicht umschlagenden bald schwach bläulichen, bald mehr rötlichen Schimmer an. Anscheinend hat sich beim Aufbau dieser Kappe zu den sich auflockernden achromatischen Fasern, deren Anlage Fig. 70 zeigte, Material des Außenkerns gesellt.

Im weiteren Verlaufe der Teilung entfernen sich die Tochterplatten unter starker Streckung der verbindenden Spindelfasern immer mehr voneinander (Fig. 71, 72, 75, 76). Dabei lockern sich

die einzelnen chromosomalen Elemente früher oder später auf und scheinen zusammenzufließen, so daß an Stelle der früheren 10—16 kleinen Körnchen zunächst 3—4 größere zu unterscheiden sind (Fig. 75, 76) und schließlich die Tochterplatten sich als einheitliche Ringe darstellen können (Fig. 72, 77). Sie umschließen die stark entwickelten Spindelfasern, die polwärts in die allmählich deutlicher zu erkennenden achromatischen Kappen auslaufen (Fig. 76). Innerhalb dieser Kappen sind nur in vereinzelten Fällen Centriole herausdifferenziert (Fig. 77). Ihre Anwesenheit bedingt offenbar einen zugespitzten Verlauf der sonst breit ansetzenden achromatischen Kappe.

Die Telophase (Fig. 77, 78) endlich bringt die Rekonstruktion der Tochterkerne in der Weise, daß sich eine feine Kernmembran ausbildet (Fig. 77), während die Tochterplattenringe sich weiter auflockern, zuerst die Form eines verschlungenen Bandes, dann unregelmäßigere Gestalt annehmen und schließlich mit der achromatischen Substanz zu einem neuen Caryosom verschmelzen (Fig. 78). Es treten somit Bilder auf, die durchaus denen der Caryosomveränderungen in der Prophase entsprechen. Die Rekonstruktion des Caryosoms muß also den gleichen Weg, nur in umgekehrter Richtung einschlagen, wie zuvor seine Aufdifferenzierung. — Neben diesen sinnfälligeren Veränderungen geht die allmähliche Ausbildung eines neuen Außenkerns einher (Fig. 77, 78), offenbar aus dem der achromatischen Kappe angelagerten Außenkernmaterial, vielleicht auch unter Beteiligung von Spindelsubstanz.

Die Durchschnürung des Zelleibes erfolgt fast immer im Stadium der Telophase im Anschluß an das starke Auseinandertreten der Tochterkerne (Fig. 78). Eine Verzögerung und damit das Auftreten mehrkerniger Amöben wurde bei *Hartmannella aquarum* nur in seltensten Ausnahmefällen beobachtet.

6. Kernkonstitution und Teilung von *Hartmannella*.

Fassen wir nunmehr auch für *Hartmannella* unsere Feststellungen über Bau und Teilung des Kernes zusammen, so kommen wir unter Berücksichtigung auch der bei verwandten Formen gemachten Beobachtungen anderer Untersucher zu folgendem Ergebnis: Der Kern der Hartmannellen besteht aus einem Caryosom und einem stark entwickelten Außenkern von klarem, wabigem Bau mit eingelagerten intensiver färbbaren Körnchen. Eine feine Kernmembran kann vorhanden sein oder fehlen.

Bei der Teilung wird eine wohl entwickelte, aus einer größeren Anzahl chromosomenartiger Elemente bestehende Äquatorialplatte und eine klare meist tonnenförmige Spindel gebildet. Äquatorialplatte wie achromatische Spindel gehen aus dem Caryosom hervor, am Aufbau der Spindel kann sich auch Außenkernmaterial beteiligen. Chromatin (= Chromosomensubstanz) ist also nur im Caryosom enthalten.

Im einzelnen können wir wieder folgende Stadien unterscheiden:

Prophase: Auflösung der Kernmembran. Anwachsen und Differenzierung des Caryosoms in achromatische und chromatische Komponente durch einfache Trennung oder unter verschieden weitgehendem Zerfall. Kondensierung des Chromatins zu einem äquatorialen Ring event. nach Ausbildung eines (spiremartigen) Fadens.

Metaphase: Ausgebildete aus einer Anzahl distinkter „Chromosomen“ bestehende Äquatorialplatte. Spindelfigur entwickelt oder fehlend. Außenkern aufgelöst oder noch unverändert.

Anaphase: Quere Durchschnürung der Chromosomen. Auseinandertreten der Tochterplatten. Ausbildung einer deutlichen meist tonnenförmigen Spindelfigur zunächst aus der achromatischen Caryosomkomponente, später unter Zutritt von Außenkernsubstanz. Der Außenkern kann noch lange erhalten bleiben. Starke Streckung der Spindelfasern.

Telophase: Rekonstruktion des Caryosom nach dem gleichen nur in umgekehrter Richtung verlaufenden Schema wie die Aufdifferenzierung in der Prophase. Ausbildung von Außenkern und Kernmembran.

Mit *Hartmannella aquarum* wohl nahe verwandte, da offenbar im wesentlichen den gleichen Kernteilungsmodus aufweisende Amöben, sind schon mehrfach beschrieben worden. Hierher gehören anscheinend z. B. die als *Amoeba binucleata* von Schaudinn, *Amoeba vespertilio* von Doflein, als *Amoeba hyalina* von Dangeard sowie Hartmann und Chagas untersuchten Formen, endlich auch die *Amoeba lamellipodia* von Gläser sowie die *A. glebae* und *A. fluvialis* von Dobell, drei Arten, deren Kernteilung recht genau dargestellt worden ist.

Unsere Art unterscheidet sich von den zuletzt genannten im Leben durch die mehr an die Vahlkampfien erinnernde Bewegungsweise. Auf dem gefärbten Präparat zeigen sich gewisse Unterschiede im Bau des Ruhekerns, der bei *Hartmannella aquarum* eine klarere Wabenstruktur besitzt und die bei den Amöben Gläser's und Dobell's beschriebenen zahlreichen regelmäßig angeordneten

Einschlußkügelchen meist vermissen läßt. Nur gelegentlich und besonders bei alten Kulturen können auch bei *Hartmannella aquarum* die dem Wabenwerk eingelagerten feinen chromatischen Körnchen zu größeren Gebilden zusammentreten und unter Umständen sogar einem Ring von „Chromosomen“ ähneln. Nur die Kenntnis der zuvor geschilderten Prophasestadien und das in einzelnen Fällen beobachtete Vorhandensein derartiger Gebilde bei schon herausdifferenziertem Äquatorialring bewahrt dann vor irrigen Schlüssen. In der Art der Differenzierung des Äquatorialrings aus dem Caryosom während der Prophase ist ein weiteres unterscheidendes Merkmal unserer Amöbe gegeben, da bei den verwandten Formen bisher nur die Entstehung nach Zerfall des Caryosoms beobachtet wurde. Diese Prophasen erscheinen deswegen von Wichtigkeit, weil sie vor allem die Abstammung der Äquatorialplatte vom Caryosom dartun. Nach einzelnen noch unvollständigen Beobachtungen an anderen Arten kommt nämlich offenbar noch ein dritter Kernteilungstypus bei Amöben vor, der auf vielen Stadien dem der Hartmannellen sehr ähnelt, bei dem aber wie bei den Vahlkampfien die Äquatorialplatte aus Material des Außenkernes hervorgeht.

7. Die Teilung des Amöbenkörpers.

Die Durchschnürung des Plasmas können wir für alle untersuchten Arten zusammenfassend behandeln: Bei *Hartmannella aquarum* erfolgt sie so gut wie ausschließlich zu Beginn der Telophase; bei den Vahlkampfien in der späten Anaphase oder Telophase der Kernteilung oder auch erst nach Rekonstruktion der Tochterkerne. *Hartmannella aquarum* und ebenso einzelne Vahlkampfien z. B. *V. lacertae* kugeln sich meist schon zu Beginn der Kernteilung ab, bei anderen erfolgt eine solche Abkugelung erst während der Anaphase oder unmittelbar vor der Durchschnürung des Amöbenkörpers. Bei einer dritten Gruppe endlich vollzieht sich der ganze Teilungsprozeß in der Regel bei ungehemmter Pseudopodienbildung und Beweglichkeit. Ein klares Beispiel hierfür ist *Vahlkampfia debilis*, bei der der ganze Kernteilungsverlauf im Leben an beweglichen Individuen verfolgt werden konnte. Auch die beigegebenen Abbildungen nach gefärbten Präparaten dürften zur Genüge beweisen, daß auf allen Teilungsstadien, auch in der Ana- und Telophase (Fig. 25—41) die Pseudopodienbildung unverändert weitergeht. Es ist daher natürlich falsch, wenn GLÄSER (1912) auf Grund einiger Literaturangaben (DOFLEIN, GOLDSCHMIDT) sowie seiner eigenen auf wenige

Arten beschränkten Erfahrungen eine Abkugelung des Plasmas für die Teilung jeder Amöbe postuliert und sogar zum Prüfstein dafür macht, ob ein von anderer Seite gegebenes Kernteilungsbild wirklich ein Kernteilungsstadium darstellt. So einfach liegen die Verhältnisse denn doch auch bei den Amöben nicht. Die Abkugelung geht bei vielen, vielleicht den meisten, aber sicher nicht allen Amöben der Durchschnürung des Plasmas voraus. Jedoch Kernteilung und Plasmadurchschnürung sind zwei zwar häufig miteinander eng verbundene, aber dennoch bis zu einem gewissen und bei den einzelnen Arten verschiedenen Grade unabhängige Prozesse. Dies zeigt uns das Verhalten von *Vahlkampfia debilis*; und dies beweist vor allem die bei manchen Vahlkampfien besonders leicht durch äußere Bedingungen (Temperatur, Konzentration des Mediums) zu erzielende Unterdrückung der Plasmadurchschnürung ohne Hemmung der Kernteilungen.

Und ebenso bis zu einem gewissen Grade unabhängig erweist sich ferner die Teilung überhaupt (d. h. Kern + Plasmateilung) vom Wachstum der Amöben. Denn Teilungsprozesse finden sich nicht nur am Ende von Wachstumsperioden, sondern können sich auch fast unmittelbar folgen und daher selbst bei den kleinsten Individuen einer Einzellkultur vorkommen, wie schon ein Blick auf unsere Tafeln lehrt. Ein näheres Eingehen auf diese interessanten und bei anderen Protozoen zum Teil bereits genauer geprüften physiologischen Fragen würde den Rahmen der vorliegenden morphologischen Untersuchung überschreiten.[1])

Zur systematischen Einteilung der Amöben.

Die alte Einteilung der Amöben nur auf Grund von Pseudopodienbildung, Plasmabeschaffenheit u. dgl. ist schon lange als unzweckmäßig und irreführend erkannt worden, sobald es sich nicht um sehr charakteristische Ausbildungen handelt. Gerade bei dieser im Grunde genommen nur negativ charakterisierbaren und daher sicherlich Formen verschiedenster Herkunft enthaltenden Protozoengruppe erscheint aber ein rationelleres, die Verwandtschaftsbeziehungen erfassendes Einteilungsprinzip besonders notwendig.

[1]) Vgl. Jollos: Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biologisches Zentralblatt Bd. 33.



Als Grundlage hierfür wurde schon häufiger auf die Konstitution und den Teilungsmodus des Kernes hingewiesen (Hartmann, Nägler, Chatton, Gläser, Alexejeff u. a.).

Bei den von uns geschilderten Amöben haben wir nun zwei Kernteilungstypeu kennen gelernt, Typen, die unter sich grundverschieden sind, und auf die sich, wie es scheint, alle bisher beschriebenen Amöbenteilungen zurückführen lassen.

Nach dem einen Typus, charakterisiert durch eine caryosomale Spindelfigur mit chromatischen (aber nicht chromosomalen) Polkörpern und eine vom Außenkern gebildete Äquatorialplatte, verläuft die Teilung fast aller sog. „*Limax*-Amöben" [1], ferner von „großen" Amöben, soweit bekannt, die von *Amoeba verrucosa*, vielleicht auch von Schaudinn's *Amoeba crystalligera.* Die Amöben dieser Gruppe sind zunächst zu der von Chatton vorgeschlagenen Gattung *Vahlkampfia* zusammenzufassen.

Beim zweiten Kernteilungstypus sahen wir demgegenüber eine zuerst nur das Caryosom erfassende deutlicher mitotische Teilungsfigur mit achromatischen Polkappen. Die Äquatorialplatte wird ausschließlich, die achromatische Spindel vorwiegend aus dem Caryosom aufgebaut. Hierher gehören abgesehen von unserer *Hartmannella aquarum* die als *Amoeba hyalina* (Dangeard), *A. binucleata* (Schaudinn), *A. lamellipodia* (Gläser), *A. glebae, A. fluvialis* (Dobell) bezeichneten Amöben, ferner wahrscheinlich *A. vespertilio* (Pénard) und *A. horticola* (Nägler). Vielleicht ist auch *Amoeba proteus* zu dieser Gruppe zu stellen, die bereits von Alexejeff mit dem Gattungsnamen *Hartmannella* belegt worden ist, ein Name, der wieder zugunsten von *Amoeba* wegfallen müßte, wenn sich die Zugehörigkeit von *Amoeba proteus* bestätigt.

Die Hartmannellen scheinen in der Tat eine einheitliche geschlossene Gattung zu bilden. Ihre Weiterentwicklung können wir uns in der Weise denken, daß die Chromatinkomponente des Caryosoms in den Außenkern übertritt, wie wir es vielleicht bei der — in vieler Hinsicht noch der Aufklärung bedürftigen —

[1]) Wir nennen hier, ohne auf Vollständigkeit der Liste Anspruch zu machen, die unter folgenden Namen beschriebenen Amöben: *Amoeba limax* (Dujardin-Vahlkampf), *A. punctata* (Dangeard), *A. lacertae, A. froschi, A. whitmorei* (nicht *withmorei!*), *A. dobelli* (Hartmann), *A. spinifera, A. lacustris, A. hartmanni* (Nägler), *A. diploidea* (Hartmann u. Nägler), *A. diplomitotica* (Aragao), *A. mucicola* (Chatton), *A. tachypodia* (Gläser), *A. diplogena* (Belar) *Vahlkampfia bistadialis* (Puschkareff), *V. mutabilis* (v. Wasielewki u. Kühn), *V. magna, V. debilis* (Jollos), *Trimastigamoeba phillipinensis* (Whitmore). Wie weit es sich dabei wirklich um verschiedene Arten handelt, muß dahingestellt bleiben.

Amoeba mira (Gläser) sowie bei manchen Thekamöben verwirklicht finden.

Bei der Gruppe der Vahlkampfien ist dagegen offenbar eine weitere Aufteilung nötig: nicht in der Weise, wie es Gläser versuchte, der bei einigen Arten noch eine Entstehung der Äquatorialplatte aus dem Caryosom annahm, aber es gehören zu ihr Arten, die unter bestimmten Bedingungen ein Flagellatenstadium annehmen und andere, denen die Fähigkeit der Geißelausbildung offenbar fehlt. Bei der sonst völligen Übereinstimmung ist eine nahe Zusammengehörigkeit dieser Formen kaum zu bezweifeln, und die ganze Gruppe der Vahlkampfien wäre also von den Protomonadinen abzuleiten und streng genommen als Flagellaten mit verschieden starker Rückbildung des Geißelapparates zu betrachten. Auf derartige Ableitungen rhizopodialer Formen von Flagellaten ist ja schon verschiedentlich hingewiesen worden. Besonders Pascher hat hierfür schöne Beispiele unlängst klargestellt. Doch ist damit natürlich noch nicht gesagt, daß alle Amöben sich phylogenetisch von Flagellaten herleiten müßten.[1]) Wir finden einen solchen Zusammenhang bei unseren Formen denn auch nur bei der Vahlkampfiagruppe, nicht dagegen bisher bei den Hartmannellen.

In der dauernden oder nur zeitweisen Rückbildung der Geißeln ist nun zweifellos ein unterscheidendes Gattungsmerkmal gegeben. So können wir zwar die ganze als Vahlkampfien zusammengefaßte Gruppe als Familie der *Vahlkampfidae* bezeichnen, den Gattungsnamen *Vahlkampfia* dagegen müssen wir auf Arten ohne Geißelbildung beschränken, während die Arten mit zweigeißeligem Flagellatenstadium zu der von Calkins wieder vorgeschlagenen Gattung *Nägleria* zu stellen sind [ein Name dem die Priorität gegenüber *Wasielewskia* (Hartmann) zukommt]. Es besteht jedoch noch eine Schwierigkeit: Bei einer Art, *Trimastigamoeba phillipinensis* (Whitmore), ist nicht eine zweigeißelige, sondern eine dreigeißelige „Schwärmerform“ beschrieben worden. Bei der systematischen Bedeutung, die gerade der Ausbildung des Geißelapparates sonst beigelegt wird, sind wir daher genötigt, solche Arten als eine dritte Gattung der *Vahlkampfidae*, *Trimastigamoeba* (Whitmore) anzuführen.[2])

[1]) Sicher aber sind nicht alle Rhizopoden nur von Chrysomonaden abzuleiten, wie dies früher Pascher und neuerdings Doflein vertreten! (Anm. bei der Korrektur.)

[2]) Auf sehr bequeme Weise sucht Alexejeff diese Schwierigkeit zu beseitigen, indem er kurzerhand auch *Trimastigamoeba* für zweigeißelig und die Angaben

Doch auch bei der Abgrenzung der Gattung *Vahlkampfia* können sich Schwierigkeiten einstellen, durch die sogar die Unterschiede gegen Hartmannellen scheinbar verwischt werden. Es kommen nämlich bei Amöben weiterhin Kernteilungen vor (vgl. S. 258), die sich zwar offenbar vom typischen Vahlkampfiateilungsmodus ableiten, bei denen aber die charakteristischen „chromatischen“ Polkappen völlig oder fast fehlen, während die achromatische Komponente des Caryosoms entsprechend stärker hervortritt. Den ersten Schritt auf diesem Wege zeigt schon *Vahlkampfia debilis* mit ihrer scharfen Trennung von achromatischer und Polkörpersubstanz und der gelegentlich schon sehr schwachen Ausbildung der Polkörper (Fig. 29—32). Fällt dann die Polkörpersubstanz noch weiter fort bei gleichzeitig stärkerer Entwicklung der achromatischen Fasern, so gelangt man zu Teilungsbildern, wie sie Gläser für seine *Amoeba platypodia* gibt, bei der die frühen Teilungsstadien an *Hartmannella*, die späten (Gläser, Taf. 8 Fig. 86—90, besonders Fig. 88) ganz an *Vahlkampfia*-Teilungen erinnern. Die Äquatorialplatte geht auch bei solchen Formen nach meinen Erfahrungen (und im Gegensatz zu Gläser's Angaben) aus dem Außenkern hervor, ein Punkt, der im Verein mit den erwähnten späten Teilungsstadien die hier gegebene Ableitung besonders stützt. So lange nicht genauere Untersuchungen solcher Formen auf allen Stadien vorliegen, möchten wir auf ihre Abtrennung von *Vahlkampfia* zu einer besonderen Gattung verzichten. Es liegt natürlich nahe an sie weitere Spekulationen über genetische Zusammenhänge zwischen Vahlkampfien und Hartmannellen zu knüpfen. Uns scheinen solche aberrante Teilungstypen jedoch vorerst mehr darauf hinzuweisen, daß auch der auf der Kernteilungsart fußenden systematischen Einteilung ein unsicheres Moment innewohnt: können doch Ähnlichkeiten der Kernteilung, abgesehen von genetischen Beziehungen, auch auf Gesetzmäßigkeiten anderer Art beruhen, die durch zellmechanische Faktoren bedingt sind.

Caryosom und Centriol bei der Teilung der Protistenkerne.

Bei den Erörterungen über die Kernteilung der Amöben, wieder Protozoen überhaupt, ist die Frage nach der Beteiligung von

Whitmore's für irrig erklärt. Diese sich auf keinerlei weitere Untersuchungen der Whitmore'schen Art stützende Behauptung ist, wie schon Chatton ausführte, angesichts der genauen Darstellung Whitmore's gänzlich unzulässig.

Centren und im Zusammenhange damit die nach dem Wesen und der Bedeutung des Caryosoms in den letzen Jahren besonders umstritten worden.

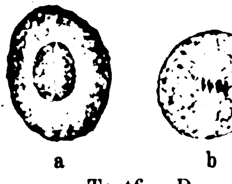
Wir haben im vorstehenden den Ausdruck Caryosom sowohl bei den Vahlkampfien wie den Hartmannellen gebraucht, obwohl es sich in beiden Fällen um Gebilde von verschiedener Zusammensetzung handelte: Bei beiden Gruppen enthält der als Caryosom bezeichnete Körper die achromatische, „lokomotorische" Kernkomponente, bei *Hartmannella* daneben auch noch die generative, die Äquatorialplatte bildende Substanz, bei *Vahlkampfia* das in seiner Bedeutung noch nicht erkannte stark färbbare Material der Polkappen. Wenn wir trotz dieses wesentlichen Unterschiedes hier wie dort die Bezeichnung Caryosom anwenden, so ist damit schon gesagt, daß wir sie nicht von der Anwesenheit der generativen Kernkomponente abhängig machen.

Als gemeinsamer Bestandteil bliebe also in beiden Fällen nur die lokomotorische. Und will man den Namen Caryosom nicht nur in dem ganz allgemeinen Sinne wie „Binnenkörper" verwenden, so kann man ihn in der Tat nur mit der Anwesenheit der lokomotorischen Kernkomponente verknüpfen, wie dies schon Hartmann betonte (wenn er dabei auch, wie wir sehen werden, zu großen Wert auf das Vorhandensein von Centriolen legte). Mit einer solchen Definition wäre wenigstens eine scharfe begriffliche Scheidung gegenüber den Nucleolen gegeben.

Weitere Bedeutung besitzt sie jedoch nicht. Denn der Zusammenhang zwischen Caryosommasse und Centriol ist kein prinzipiell wichtiger. Kann sich doch das Centriol, wie Erfahrungen bei verschiedenen Protozoen gelehrt haben, leicht von der übrigen Caryosomsubstanz scheiden; nicht nur bei verwandten Arten oder auf verschiedenen Entwicklungsstadien, sondern auch im Verlaufe von einfachen Teilungsvorgängen.

Und ebenso kann, wie wir schon sahen, die sonstige Konstitution des Caryosoms ganz verschieden sein und muß erst von Fall zu Fall klargestellt werden. Selten nur scheint es die achromatische lokomotorische Komponente allein oder fast allein zu enthalten (Amöben vom abgeleiteten Vahlkampfiatyp ohne chromatische Polkappen). In der Regel gesellt sich zu ihr noch eine stärker färbbare Substanz, die bei den Vahlkampfien die Polkörper bildet; in anderen Fällen endlich beherbergt das Caryosom auch echtes Chromatin, die generative, Chromosomen aufbauende Kernkomponente. Es stellt dann also im Prinzip einen vollständigen Kern dar und

kann sich auch bei der Vermehrung dementsprechend verhalten und selbständig mitotisch teilen. Teilungsstadien, wie wir sie für *Hartmannella aquarum* z. B. in Fig. 69—72 abbildeten, zeigen dies wohl zur Genüge. Als Beleg dafür, daß auch bei anderen Protisten derartige klare Caryosommitosen vorkommen, sei auch ein Teilungsstadium eines Kernes von *Collozoum* nach HARTMANN und HAMMER (1909) hier wiedergegeben (Textfig. D). Auch in solchen Fällen möchten wir aber nicht etwa eine prinzipiell bedeutsame, die allgemeine Kernnatur des Caryosoms im Sinne alter Doppelkernigkeitshypothesen dartuende Konstitution erblicken, sondern nur die Verwirklichung einer der vielen Möglichkeiten der Verteilung und Anordnung der lokomotorischen und generativen Komponenten des Kernes. Eine solche Vereinigung beider Komponenten im Caryosom findet sich zudem, im Gegensatz zu früheren Anschauungen, im allgemeinen nicht bei den Formen mit relativ einfachen Teilungsvorgängen, sondern gerade bei Arten mit hochentwickelter mitotischer Kernteilung. Und ebenso wie jede andere Caryosomkonstitution kann auch diese Zusammenschließung im weiteren Gange der Entwicklung sich wandeln und die generative Komponente bei verwandten Formen wieder an den Außenkern übergehen.



Textfig. D.
Kerne von *Collozoum inerme* in vegetativer Teilung. Nach HARTMANN und HAMMER 1909.

Handelte es sich bei der Feststellung der Bedeutung des Caryosoms im wesentlichen nur um eine Begriffsbestimmung und Einordnung an sich kaum anzweifelbarer Tatsachen, so stehen sich bei der Frage nach der Beteiligung von Centriolen bei den Kernvermehrungsvorgängen der Protisten die Ansichten über die tatsächlichen Befunde nicht selten schroff gegenüber. Bei diesen Kontroversen spielen gerade die Beobachtungen an Amöben eine besonders wichtige Rolle: Bei Amöben sind von HARTMANN zuerst Centriole im Caryosom festgestellt worden, Feststellungen, die dann bei anderen Protozoen Bestätigungen fanden; und Amöbenuntersuchungen waren es auch, die späterhin zur schroffsten Kritik der Centriolbefunde bei Protisten führten (GLÄSER, DOBELL).

Es ist gewiß zuzugeben, daß manche im Laufe der Zeit beschriebenen Centriole auf Grund von allzu wenigen Beobachtungen in Analogie mit anderen gesicherten Fällen mitgeteilt worden sind. Andererseits schießt aber die GLÄSER'sche Kritik zweifellos weit über das Ziel hinaus. Es ist sehr leicht, zu einem negativen Urteil zu kommen, wenn man die positiven Angaben der Hauptvertreter

der Lehre von dem Vorhandensein intra-nucleärer Centren bei den meisten Protozoen von vornherein als befangen unterstellt, ohne zu bedenken, daß diese Lehre selbst erst das Ergebnis vielfacher an verschiedenen Objekten, und vor allem auch bei Lebendbeobachtung, allmählich gewonnener Erfahrungen war und auch nur sein konnte. — Und ebenso unzulässig erscheint das Verfahren, als Widerlegung von Centriolbefunden die in diesem Punkte negativen Angaben anderer, besonders früherer Untersucher anzuführen, oder eine „merkwürdige Beschränkung“ in den zur Beschreibung gebrauchten Ausdrücken herauszulesen. Daß Centriole auf jedem Teilungsbilde und jedem Teilungsstadium nachweisbar wären, ist nie behauptet worden. Im Gegenteil haben wir immer wieder darauf hingewiesen, daß infolge der Kleinheit der Strukturen und mancher die Beobachtung erschwerender sonstiger Organisationsverhältnisse des Kernes der Nachweis häufig nur bei verhältnismäßig wenigen, besonders klaren Teilungsbildern gelingt. Derartige Teilungsbilder mit klaren Centren, wie wir sie z. B. bei der Metaphase von *Vahlkampfia magna* kennen gelernt haben, sind aber nicht nur von der „Hartmann'schen Schule“ mitgeteilt worden, sondern inzwischen ebenso schön auch von Forschern, die mit ihr in keinerlei Zusammenhange stehen, wie z. B. Alexeieff, Chatton, Janicki, Swarczewski. Und da bei so mancher zunächst anscheinend immer ganz ohne Centren ablaufenden Protozoenkernteilung schließlich doch derartige klare Bilder gefunden wurden, so möchten wir Angaben, daß bei einem bestimmten Objekte kein Centriol vorhanden sein könne, da es sonst von dem betreffenden Untersucher sicher beobachtet worden wäre, denn doch nicht immer eine Beweiskraft zuerkennen.

Es ist dann auch versucht worden, die abgebildeten intranucleären Centriole und Centrodesmose als zufällige durch einen Lininfaden verbundene Chromatinkörnchen oder auch als „durch die trügerische Eisenhämatoxylinfärbung vorgetäuschte“ Strukturen hinzustellen, Anschauungen, die allen theoretischen Schwierigkeiten bequem aus dem Wege gehen, aber nur leider den Tatsachen nicht gerecht werden, wie wohl gerade unsere Feststellungen bei Amöben zeigten: Bei allen Vahlkampfien konnten wir zum mindesten auf dem Stadium der Metaphase Centriole mit Centrodesmose feststellen (vgl. Fig. 11, 32, 45, 52), und nicht nur als verschwommene willkürlicher Deutung ausgesetzte Gebilde, nicht nur auf Eisenhämatoxylinpräparaten, sondern als deutlich abgegrenzte Strukturen, die sich besonders bei meiner Safranin-Lichtgrünfärbung auch durch ihre Farbe klar von der gesamten Umgebung abheben. Und gerade die Safranin-Licht-

grünfärbung, der man doch nicht gut eine Vortäuschung nicht vorhandener Formelemente vorwerfen kann, erlaubte es uns bei *V. magna* Centriole und Centrodesmose auch auf Prophase- (Fig. 2) und Anaphasebildern (Fig. 17) und somit ihren Zusammenhang mit den Teilungsvorgängen mit einer wohl einwandsfreien Methode nachzuweisen. Auch der gern herbeigezogene, aber nichts erklärende „Zufall“ kann die Klarheit dieser nicht etwa nur vereinzelt auftretenden Strukturen und ihre Bedeutung nicht aus der Welt schaffen. Und sollten es weiterhin wirklich nur zufällig angelagerte Körnchen sein, die wir bei *Hartmannella aquarum*, allerdings nur selten, an den sonst achromatischen Polen der Teilungsspindel vorfanden (Fig. 70, 77)? Nur Zufall, daß die sonst tönnchenförmigen Spindelfiguren nur gerade in diesen Fällen zugespitzte und auf die „zufälligen“ Körnchen centrierte Pole aufweisen? —

Andererseits scheinen aber gerade unsere Befunde bei den verschiedenen Amöben geeignet, eine Klärung der einer allgemeinen Annahme von Centren bei der Protozoenkernteilung entgegenstehenden tatsächlichen Schwierigkeiten herbeizuführen: Schon bei der Teilung von *Vahlkampfia magna* wurde darauf hingewiesen, daß innerhalb der gleichen Einzellkultur auf ungefähr dem gleichen Entwicklungsstadium und bei gleicher Fixierung und Färbung neben Bildern mit deutlichsten durch eine Desmose verbundenen Centriolen auch andere gefunden werden, auf denen in der Tat keine derartigen Strukturen nachweisbar sind. Ein weiterer Vergleich zeigt nun, daß auf den Stadien ohne Centren die die Pole verbindenden achromatischen Fasern erheblich besser entwickelt erscheinen (Fig. 16). Dem entspricht auch die häufige Feststellung der Centriole zur Zeit der Metaphase im Vergleich zur Anaphase, auf der ja die achromatischen Fasern immer stärker hervortreten. Weiterhin sahen wir bei *Vahlkampfia debilis* in der Prophase die achromatische Caryosomkomponente als große kompakte Kugel sich von dem Polkappenmaterial trennen (Fig. 29). Wir sahen dann, wie sich diese kompakte achromatische Substanz entweder in eine kleinere Anzahl stärkerer Fasern aufdifferenzierte, die an den Polen in Centriole ausliefen (Fig. 33, 34), oder aber sich weiter ausbreitete und eine größere Menge diffuser Faserzüge entstehen ließ (Fig. 31, 32). Ein Teil dieser Fasern verbindet immer noch zwei an den Polen gelegene distinkte Körperchen — Centriole — und zeichnet sich von den übrigen durch seine größere Dichtigkeit aus. Geht aber die Auflockerung und Ausbreitung des achromatischen Materials noch weiter, so schwinden schließlich auch diese Verdichtungen: die Polkappen sind nunmehr

durch achromatische Fasern verbunden, ohne daß noch besondere Strukturen — Centriole und Centrodesmose — hervortreten. Man findet dann eben Bilder, wie die oben erwähnten von *V. magna* (Fig. 14—16).

Wir kommen somit zu folgendem Ergebnis: **Das intranucleäre Centriol der Vahlkampfien stellt ein Verdichtungszentrum der achromatischen Komponente des Caryosoms dar, dessen Ausbildung mit der der achromatischen Faserzüge in einem Wechselverhältnis steht. Die achromatische Komponente kann ganz oder fast ganz auf Centriole und Centrodesmose konzentriert sein, und umgekehrt wieder können Centriol und Centrodesmose ganz in der Bidung diffuser achromatischer Faserzüge aufgehen.**[1])

Von diesen Erscheinungen bei *Vahlkampfia* ausgehend lassen sich die Verhältnisse bei *Hartmannella* und weiterhin wohl bei allen Protisten mit intra-nucleärem Teilungsapparat in prinzipiell gleicher Weise verstehen. Bei *Hartmannella aquarum* sehen wir von vornherein eine starke diffuse Ausbreitung der achromatischen Caryosomsubstanz und weiterhin die Ausbildung zahlreicher Spindelfasern. Dementsprechend sind in der Regel keine kompakteren Centriole zu unterscheiden und die Spindeln sind tonnenförmig. Nur in seltenen Fällen erhält sich doch noch ein kleines Centriol, von dem dann die achromatischen Spindelfasern an den Polen konzentrisch ausstrahlen. Ähnliche Verhältnisse liegen anscheinend bei der Kernteilung von *Stentor* (nach Mulsow) vor, dessen Kernteilungsspindel überhaupt mancherlei Übereinstimmungen mit der der Hartmannellen zeigt. Auch bei *Stentor* lassen sich in der Regel keinerlei Centren nachweisen, in einzelnen Fällen treten sie dafür aber mit aller Deutlichkeit in der Mitte der achromatischen Poldifferenzierungen auf. Da es sich aber hier wie bei *Hartmannella aquarum* offenbar um seltenere Modifikationen der Spindelbildung handelt, so kann es nicht weiter wundernehmen, daß bei Arten mit derartig stark ent-

---

[1]) Die stark färbbaren Polkappen der Vahlkampfien haben mit diesen Vorgängen wie überhaupt mit dem Teilungsprozeß nichts zu tun, wie ihre scharfe Trennung von der lokomotorischen Komponente und ihr ganzes Verhalten bei der Teilung von *V. debilis* zeigt. Sie dürfen daher auch nicht als Homologa von Centrosomen betrachtet werden (Alexejeff u. a.). Sie sind eine Bildung sui generis, eine Substanz, die mit der lokomotorischen Komponente zwar räumlich eng verbunden ist. aber gelegentlich fortfallen kann, ohne den sonstigen Ablauf der Kernteilung zu ändern.



wickelten achromatischen Faserzügen meist keine distinkten Centriole auffindbar sind, wie es z. B. die (aus dem HARTMANN'schen Laboratorium und vor den Arbeiten von GLÄSER und DOBELL hervorgegangene!) Untersuchung von SCHÜSSLER (1911) über *Chlamydophrys schaudinni* oder die Beschreibungen von *Hartmannella*-Teilungen durch GLÄSER und DOBELL lehren.

Der Begriff des Teilungsorganells, wie er zunächst auf Grund der Erfahrungen an Formen mit gut ausgebildeten Centriolen vor allem von HARTMANN entwickelt worden war, ist also zu eng gefaßt gewesen, da er die Anwesenheit distinkter Centriole zu sehr in den Vordergrund stellte.[1]) Nach den jetzt vorliegenden erweiterten Kenntnissen können wir bei den Protisten ganz allgemein nicht mehr von Teilungszentren, sondern nur mehr von einer „lokomotorischen Kernkomponente" sprechen. Wohl besitzen alle Protisten wie überhaupt jede teilungsfähige Zelle eine sei es intra-, sei es extranucleäre achromatische lokomotorische Komponente, aber diese braucht nicht bei allen Arten und nicht auf allen Stadien zu typischen Centriolen konzentriert zu sein, sondern Centriole und Centrodesmose und diffuser verteilte achromatische Faserzüge können einander ersetzen.

Diese Fassung dürfte nicht nur dem ganzen bisher vorliegenden Tatsachenmaterial gerecht werden, sondern sie erklärt uns auch, weshalb gerade bei Formen mit differenzierter entwickeltem Kernteilungstypus distinkte Centriole vergleichsweise seltener und schwerer nachzuweisen sind oder überhaupt fehlen.

Betont sei aber noch, daß mit dem Begriff der lokomotorischen Komponente ebensowenig wie mit der älteren Centrenlehre der Versuch einer Erklärung der Kernteilungsvorgänge bei den Protisten gegeben werden soll. Es handelt sich zunächst nur um morphologische Begriffe, zu deren Aufstellung rein morphologische Untersuchungen führten. Es würde daher ein Verkennen der Aufgaben und Grenzen solcher Untersuchungen bedeuten, wenn man von ihnen eine allgemeine Theorie des Zustandekommens der Protistenkernteilungen verlangen und ihre Ergebnisse hiervon abhängig machen wollte. Die Kernteilungsvorgänge zu erklären bleibt Aufgabe phy-

[1]) Von HARTMANN selbst ist dies später — schon 1912! — modifiziert worden: „In fast allen Fällen lassen sich bei der Kernteilung zwei Komponenten unterscheiden, eine generative Komponente, die den Chromosomen in der Metazoenmitose entspricht, und eine lokomotorische Komponente, meist in Form einer Zentralspindel mit oder ohne Zentren an den Polen." (Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 7 p. 1120.)



siologischer und physikalisch-chemischer Forschung. Was aber die morphologischen Untersuchungen erreichen können und sollen, ist, die allgemeine Grundlage schaffen, auf der eine solche künftige Erklärung erst aufbauen kann.

Nachtrag.

In einer während der Drucklegung dieser Abhandlung erschienenen Arbeit[1]) beschreibt Doflein die Teilung unbeschalter Amöben, die er als Kulturformen der Thekamöbe *Pyxidicula operculata* (Agardh) ansieht. Die Schilderung dieser Teilungsvorgänge an sich würde ein Eingehen nicht erfordern, da sie im wesentlichen dem von uns erwähnten abgeleiteten Vahlkampfiatypus entspricht, bei dem die stark färbbaren Polkappen fortfallen und viele Stadien sehr an *Hartmannella*-Teilungen erinnern (vgl. S. 262). Allerdings muß dabei darauf hingewiesen werden, daß Doflein offenbar nicht mit Rein- sondern nur mit gewöhnlichen Aufguß-Kulturen gearbeitet hat, ein Verfahren, daß keine sichere Gewähr dafür bietet, daß es sich bei den Beobachtungen immer um die gleiche Art handelte. Wer aus eigener Erfahrung weiß, wie leicht in derart angelegten Zuchten verschiedene Amöben nebeneinander auftreten, wird nicht nur für die Zugehörigkeit der nackten Formen zu *Pyxidicula*, sondern weiterhin auch für die Zusammengehörigkeit aller wiedergegebenen Teilungsbilder einen einwandsfreieren, sich auf Einzell-Kulturen stützenden Nachweis fordern müssen.

In seinen allgemeinen Ausführungen über die Kernteilung spricht Doflein aber weiterhin von Gedankengängen, die er im Gegensatze zur Hartmann'schen Schule seit Jahren verfolge und denen er in den letzten Auflagen seines Lehrbuches deutlichen Ausdruck gegeben habe. Er schreibt u. a.: „Meine Kritik der vor allem von Hartmann und seiner Schule vertretenen Anschauungen über den Bau der Protistenkerne konnte nicht mit aller nötigen Schärfe vertreten werden, ehe nicht durch besondere Untersuchungen die Unhaltbarkeit jener Vorstellungen am Objekt nachgewiesen war. Die Arbeit v. Wasielewski's und Kühn's, welche ohne jeden Zusammenhang mit mir entstanden war, brachte nun zum erstenmal das Tatsachenmaterial für eine neue Auffassung des Kernbaues der niederen Protisten

[1]) F. Doflein: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VIII. Pyxidicula operculata, in: Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie und Ontogenie, Bd. 39.

und zur Widerlegung der bisherigen, irrtümlichen Anschauungen." — Soweit DOFLEIN.

Vergebens habe ich nun sowohl in seinem Lehrbuche wie in der Arbeit über *Pyxidicula* nach diesen originalen „Gedankengängen" und nach der „neuen Auffassung" gesucht. Es erscheint daher notwendig, den Sachverhalt bei diesem Gegensatze klarzulegen: Die Centriolfrage muß hierbei wohl ausscheiden, da ja v. WASIELEWSKI und KÜHN sie für ihre Objekte durchaus offen lassen. (Daß DOFLEIN bei seiner Art keine Centriole nachweisen konnte, wird uns bei ihrer mannigfachen Übereinstimmung mit *Hartmannella aquarum* nach den dort und im allgemeinen Teile dieser Arbeit gegebenen Ausführungen nicht wundern und wohl auch von ihm nicht für einen neuen Gedankengang angesehen werden.) Es bleibt dann nur die verschiedene Auffassung von der Bedeutung des Caryosoms.

In unserer Übersicht über die Kernteilung der Vahlkampfien (s. S. 250) wurde bereits erwähnt, daß HARTMANN, wie die ersten Untersucher überhaupt, den Außenkern und seine Rolle bei der Teilung übersehen hatte.[1]) Er verlegte daher nicht nur die lokomotorische, sondern irrigerweise auch die generative (chromosomale) Komponente in das Caryosom und sah demgemäß den Kern der Vahlkampfien als Caryosomkern einfachster Art an. Dieser Irrtum ist dann schon von ARAGAO, CHATTON, ALEXEIEFF u. a. berichtigt worden, die die Entstehung der Äquatorialplatte aus dem Außenkern (resp. Außenkern + Caryosom) nachwiesen. v. WASIELEWSKI und KÜHN endlich zeigten, daß allein der Außenkern die Substanz der Äquatorialplatte liefert, während das Caryosom der Vahlkampfien in diesem Sinne überhaupt nie Chromatin enthält; sicherlich eine

[1]) Dieser Irrtum ist sicherlich auf die vorzugsweise Anwendung der HEIDENHAINschen Eisen-Hämatoxylinfärbung zurückzuführen, die bei manchen chromatinarmen Vahlkampfien den Außenkern nur schwach hervortreten läßt. DOFLEIN freilich fühlt sich berechtigt HARTMANN und seiner Schule „grob" oder „schnell und flüchtig angefertigte Präparate", „rohe und unkritische Färbungsmethoden" u. dgl. vorzuwerfen. Er behauptet, wir hätten durch „Anwendung der Schnellmethoden z. B. nach ROSENBUSCH manche trügerische Deutung der Objekte von vornherein verschuldet" — obwohl die für manche Zwecke durchaus brauchbare ROSENBUSCH-Färbung die einzige von uns benutzte „Schnellfärbung" ist und niemals alleine angewandt wurde! Daß endlich wir, die wir gegenüber der Unsicherheit der Färbungen die Notwendigkeit der morphogenetischen Analyse besonders betont haben, auf die bei der Anwendung des Eisen-Hämatoxylins zu vermeidende „Fehlerquelle und den Weg zu ihrer Vermeidung" nicht erst durch v. WASIELEWSKI und KÜHN hingewiesen werden mußten, hätte nach meiner Freiburger Demonstration (Pfingsten 1914) der Safranin-Lichtgrünpräparate von *Vahlkampfia magna* gerade DOFLEIN wissen müssen!



wertvolle und bedeutsame weitere Berichtigung und Ergänzung der älteren Befunde — aber doch nicht mehr, zumal da damit für die Vahlkampfien eine im wesentlichen gleiche Kernkonstitution nachgewiesen wurde, wie sie etwa den alten Angaben von BLOCHMANN-KEUTEN zugrunde lag.

Zu dieser Feststellung und Wertung glaube ich mich um so mehr berechtigt, da ich ja selbst unabhängig von WASIELEWSKI und KÜHN zu dem gleichen Ergebnis kam, aber ebenso wenig wie die genannten Autoren in ihrer Arbeit diese Berichtigung als neue allgemeine Anschauung ansprach. Dies blieb erst DOFLEIN vorbehalten, der dafür allerdings auch die für *Vahlkampfia* und seine Amöben zutreffenden Verhältnisse ganz einseitig verallgemeinert, indem er nunmehr offenbar überall in das Caryosom nur die lokomotorische Komponente verlegt, das Chromatin dagegen immer in den Außenkern. Dem mannigfaltigen Aufbau des Caryosoms bei verschiedenen Protisten wird damit nicht Rechnung getragen. So sucht DOFLEIN auch die Kernkonstitution und Teilung der von DOBELL (1914) untersuchten Amöben (*A. fluvialis*, *A. glebae*) nach seinem Schema umzudeuten, ein Verfahren, das uns nicht zulässig erscheint, da wir ja gerade bei Amöben neben dem ursprünglichen und dem abgeleiteten Vahlkampfiatypus, wie ihn auch v. WASIELEWSKI und KÜHN resp. jetzt DOFLEIN schildern, die Kernteilung der Hartmannellen kennen lernten, mit der die Darstellung und Abbildungen DOBELL's so weitgehend übereinstimmen, daß wir seine Arten direkt zur Gattung *Hartmannella* stellen konnten.

Aber selbst wenn es Kernkonstitutionen wie die von *Hartmannella aquarum* oder *Collozoum* überhaupt nicht gäbe, wäre DOFLEIN's Behauptung von einer „Widerlegung“ der Anschauungen der „HARTMANN'schen Schule durchaus irreführend, da ja der Kern dieser Lehren von der angeblichen „Widerlegung“ überhaupt nicht berührt wird.

In einer 1914, schon vor Erscheinen der Arbeit von WASIELEWSKI und KÜHN zum Druck gekommenen Abhandlung[1]) schrieb ich bereits: „Ob ein auf das Caryosom beschränkter Teilungsmodus (als primäre Form) noch nachweisbar ist, erscheint allerdings zweifelhaft. In der Regel sehen wir schon bei den einfachen Caryosomkernen die Komponenten in der Weise verteilt, daß die lokomotorische vom Caryo-

[1]) JOLLOS: Grundzüge der Protozoenforschung in ihren Beziehungen zur Medizin im Ergänzungsband 1914 der „Realenzyklopädie der gesamten Medizin“, herausgegeben von EULENBURG-BRUGSCH. Infolge des Krieges ist der Druck des Bandes bisher leider nicht vollendet worden.



som (und Centriol), die idiogenerative vorzugsweise vom Außenkern gebildet wird.“ Und in den Ausführungen über Caryosom und Centriol der vorliegenden Arbeit sind sicherlich tiefer greifende Umgestaltungen der Lehren der „Hartmann'schen Schule“ gegeben als in Doflein's „Widerlegung“ — selbst dabei aber eben nur Umgestaltungen und keine allgemeine „neue Anschauung“ vom Bau der Protistenkerne!

Denn das Wesentliche unserer Anschauungen sind ja nicht die einzelnen von Hartmann aufgestellten Kerntypen, auch nicht einmal, wie wir sahen, die viel behandelten Centriole, sondern die Lehre, daß bei der Teilung aller Protisten, der einfachsten wie der höchst entwickelten, zwei Komponenten hervortreten, die lokomotorische und die idio-generative, und daß die mannigfaltige Konstitution der Protistenkerne durch die wechselnde Anordnung und Ausbildung dieser beiden Komponenten bedingt wird. Diese Anschauungen aber werden durch die Arbeiten von v. Wasielewski u. Kühn und Doflein nur aufs beste bestätigt.

Literaturverzeichnis.

Alexeieff, A. (1912): Sur le stade flagellé dans l'évolution des Amibes limax. C. R. Soc. Biol. Paris t. 72.

— (1912a): Sur les caractères cytologiques et la systématique des Amibes du groupe limax et des Amibes parasites des vertébrés. Bull. Soc. Zool. de France t. 37.

Aragao-Beaurepaire, H. de (1909): Über eine neue Amöbenart, Amoeba diplomitotica. Memorias do Inst. Oswalds Cruz t. 1.

Calkins, G. (1912): Genera and species of Amoeba. Transact. of the XV. intern. Congress on Hygiene. Washington.

Chatton, E. (1910): Essai sur la strukture du noyau et la mitose chez les Amoebiens. Arch. de Zool. expérim. et gén. t. 5.

— (1910a): Protozoaires parasites des branchies des Labres. Ibidem.

Dobell, C. (1914): Cytological studies on three species of Amoeba. Arch. f. Protistenk. Bd. 34.

Gläser, H. (1912): Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 25.

— (1912a): Über Kernteilung, Encystierung und Reifung von Amoeba mira. Arch. f. Protistenk. Bd. 27.

Hartmann, M. (1911): Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena, G. Fischer.

Hartmann, M. (1913): Morphologie und Systematik der Amöben in Handb. der pathog. Mikroorg., herausgeg. v. Kolle - v. Wassermann Bd. VII. Jena, G. Fischer.

— (1914): Bemerkungen über Amoeba lacertae Hartmann. Arch. f. Protistenk. Bd. 34.

Hartmann, M. u. S. v. Prowazek (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

Mulsow, W. (1913): Die Kernteilung von Stentor coeruleus und Stentor polymorphus. Arch. f. Protistenk. Bd. 28.

Nägler, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

Pascher, A. (1915/16): Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 36 u. 37.

Schüssler, H. (1911): Chlamydophrys schaudinni. Arch. f. Protistenk. Bd. 22.

Vahlkampf, E. (1904): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba lacertae. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.

v. Wasielewski, Th. u. A. Kühn (1914): Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes.

Whitmore, E. (1911): Studien über Kulturamöben aus Manila. Arch. f. Protistenk. Bd. 23.

Eingehendere Literaturnachweise finden sich in den Arbeiten von Gläser (1912) und v. Wasielewski u. Kühn.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind nach fixierten und gefärbten Präparaten mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates in Höhe des Objekttisches entworfen.[1])

Tafel 13.

Vahlkampfia magna.

Färbung: Safranin-Lichtgrün. Vergrößerung: Objektiv Zeiß Apochromat. Immersion 2 mm. Kompensationsokular 8 (= ca. 1250).

Fig. 1. Vegetative Amöbe.

Fig. 2. Beginn der Teilungsvorgänge. Centriolteilung.

Fig. 3—6. Hantelförmige Durchschnürung des Caryosoms und Anlage der Äquatorialplatte.

Fig. 7—10. Häufige Modifikation der Prophase und Äquatorialplattenbildung.

Fig. 11—13. Deutliche Ausbildung von Centriolen und Centrodesmose.

Fig. 14—15. Metaphase.

Fig. 16—20. Fortschreitende Stadien der Anaphase.

Fig. 20. Beginn der Plasmadurchschnürung.

---

[1]) Für die Anfertigung eines großen Teiles der Figuren möchte ich Frau Prof. L. Hartmann auch an dieser Stelle herzlichst danken; ohne ihre freundliche Hilfe hätte sich die ohnehin schon stark verzögerte Fertigstellung dieser Arbeit noch weiter verschleppt.

Fig. 21—23. Telophase der Kernteilung.
Fig. 24. Zweikernige Amöbe.
Fig. 25. Cyste.

Tafel 14.

Fig. 26—42. *Vahlkampfia debilis.*

Färbung: Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergrößerung: Zeiß Apochrom. Immers. 2 mm. Kompensationsokular 12 (= ca. 1900).

Fig. 26. Cyste.
Fig. 27—31. Prophasen der Teilung.
Fig. 29—30. Klare Sonderung von Polkappen und anderer Caryosomkomponente.
Fig. 32, 33. Metaphase, Äquatorialplatte. Herausdifferenzierung von Centriolen.
Fig. 34. Entstehung der Tochterplatten.
Fig. 35—37. Weitere Stadien der Anaphase.
Fig. 38—42. Telophase. Kernrekonstruktion.
Fig. 39, 40. Plasmadurchschnürung.

Fig. 43—46. *Vahlkampfia* spec.

Färbung: Delafield's Hämatoxylin. Vergrößerung: Zeiß Apochrom.-Immers. 2 mm. Kompensationsokular 8 (= ca. 1250).

Fig. 43. Vegetative Form.
Fig. 44. Prophase.
Eig. 45. Metaphase.
Fig. 46. Anaphase.

Tafel 15.

Fig. 47—54. *Vahlkampfia lacertae.*

Färbung: Safranin-Lichtgrün. Vergrößerung: Zeiß Apochrom. Immers. 2 mm. Kompensationsokular 12 (= ca. 1900).

Fig. 47. Vegetative Form.
Fig. 48, 49. Prophase der Kernteilung.
Fig. 49. Sonderung von Polkappen und achromatischem Caryosommaterial.
Fig. 50—52. Metaphase.
Fig. 52. Deutliche Centriole mit Centrodesmose.
Fig. 53. Frühe Anaphase.
Fig. 54. Kernrekonstruktion.

Fig. 55—58. *Vahlkampfia debilis.*

Färbung: Safranin-Lichtgrün. Vergrößerung: Zeiß Apochrom. Immers. 2 mm. Kompensationsokular 12 (= ca. 1900).

Fig. 55. Vegetative Amöbe. Sonderung von Ento- und Ectoplasma.
Fig. 56. Metaphase der Kernteilung.
Fig. 57, 58. Anaphase.

Fig. 59 u. 60. *Vahlkampfia* spec.

Färbung und Vergrößerung wie bei Fig. 55—58.

Fig. 59, 60. Prophasen der Kernteilung.

Fig. 61a—c. *Hartmannella aquarum.* Kerne.

Vergrößerung wie bei 55—58. Färbung: Bei a GIEMSA's Gemisch. b, c Safranin-Lichtgrün.

Fig. 61a, b. Kern in Prophase. Differenzierung der Äquatorialplatte aus dem Caryosom.

Fig. 61c. Kern in Metaphase (wie auf Fig. 68).

Tafel 16.

Hartmannella aquarum.

Färbung: Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Vergrößerung: Zeiß Apochrom. Immers. 2 mm. Kompensationsokular 12 (= ca. 1900).

Fig. 61. Vegetative Form mit stark entwickeltem Außenkern.

Fig. 62—66. Prophasen der Kernteilung: Anwachsen des Caryosoms und Herausdifferenzierung der Äquatorialplatte.

Fig. 67, 68. Metaphase. Äquatorialplatte. Der Außenkern erscheint kaum verändert.

Fig. 67. Der Kern vom Pole aus gesehen.

Fig. 69. Entstehung der Tochterplatten.

Fig. 70—72, 75, 76. Weitere Anaphasen.

Fig. 73, 74. Etwas abweichende Metaphasenbilder.

Fig. 67. Übergang zur Telophase.

Fig. 78. Kernrekonstruktion und Plasmadurchschnürung.

Chloromyxum leydigi und seine Beziehungen zu anderen Myxosporidien.[1]

Teil II.

Von
Rhoda Erdmann,
Osborn-Laboratorium der Yale-Universität New-Haven, U.S.A.

(Hierzu Tafel 17—20 und 17 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

---

[1]) Diese Arbeit wurde im Institut für Infektionskrankheiten „Robert Koch" Berlin, Abteilung Hartmann begonnen und 1913 in dem Osbornlaboratorium der Yale-Universität, U.S.A. fertiggestellt. Die Kriegslage verhinderte die frühere Drucklegung, daher konnten die Arbeiten von 1914, 1915 nur teilweise mit in Betracht gezogen werden.

Einleitung.

Trotz der großen zusammenfassenden Arbeit AUERBACH's 1910 erscheint es nicht unnötig, unser Wissen über die Myxosporidien unter anderen Gesichtspunkten zu ordnen und zu vergleichen wie dieser Forscher getan. In seinem weit ausholenden Werk bespricht er nicht allein die Myxosporidien, sondern auch die Microsporidien und Actinomyxidien, er untersucht die Morphologie und Systematik dieser Klassen, ihre Verbreitung, ihre Fortpflanzung und Befruchtung, ihre Verwandtschaft und die Geschichte ihrer Erforschung. Der Autor konnte keine vollständige Darstellung der Sexualitätserscheinungen dieser Parasiten geben, denn die Ansichten über diesen Punkt waren und sind noch heute strittig. In jüngster Zeit aber entstanden einige Arbeiten, die diese Fragen bei Myxosporidien und verwandten Formen berührten (AUERBACH 1911, ERDMANN 1911, IKEDA 1912, LO GIUDICE 1912, PARISI 1913, GEORGEVITCH 1915), und neue Gesichtspunkte aufstellten.

Meine Aufgabe beschränkt sich also nur darauf, die Fragen der Myxosporidienforschung eingehender zu behandeln, die nicht von AUERBACH erschöpft werden konnten und die neueste Myxosporidienliteratur an den entsprechenden Punkten zu betrachten. An der Hand der Lebensgeschichte von *Chloromyxum leydigi*, einer mictosporeen Myxosporidie, werde ich versuchen, diese Aufgabe zu lösen.

Die Gattung *Chloromyxum* wurde 1890 von MINGAZZINI aufgestellt. Das ihr allein zukommende Merkmal ist folgendes:

Die Sporen haben bei allen Formen 4 Polkapseln. Die Species *Chloromyxum leydigi* selbst war schon 1851 von LEYDIG beschrieben worden und von MINGAZZINI und THÉLOHAN bestätigt. 1883 beschrieb GURLEY *Chloromyxum incisum*. THÉLOHAN erkannte die Aufstellung der Species *incisum* nicht an (1895). Er selbst beschrieb in dem gleichen Jahre *Chloromyxum caudatum* aus *Triton cristatus; Chloromyxum diploxis*, das 1866 BALBIANI entdeckte, wurde von GURLEY und THÉLOHAN bestätigt. *Chloromyxum quadratum*, 1891 von PFEIFFER gefunden, wurde auch von THÉLOHAN 1895 genauer beschrieben. *Chloromyxum fluviatile*, von THÉLOHAN im Jahre 1892 gefunden, ist von den französischen Forschern als sehr ähnlich dem *Chloromyxum truttae* — von LÉGER im Jahre 1906 gefunden, — angesehen worden. *Chloromyxum mucronatum* wurde als „Psorospermie von *Gadus lota*“ im Jahre 1854 von LIEBERKÜHN gesehen und von GURLEY näher beschrieben. LEUCKART 1879, BÜTSCHLI 1882, KOCH 1887 haben das-

selbe Tier beobachtet. In der neueren Zeit sind folgende weiteren Chloromyxiden beschrieben worden: *Chloromyxum protei* von JOSEPH 1915, *Chloromyxum truttae* von LÉGER 1906, *Chloromyxum dubium* von AUERBACH 1907, *Chloromyxum cristatum* von LÉGER 1907 und eine Form ohne feststehenden Speciesnamen von TYZZER im Jahre 1900. Ich selbst veröffentlichte 1911 einen Beitrag zur Lebensgeschichte des *Chloromyxum leydigi.* In dieser Arbeit legte ich nur diejenigen Resultate nieder, welche ich durch Lebendbeobachtung gewonnen hatte. Ich stütze und erweitere diese jetzt durch meine an Totalpräparaten und Schnitten vervollständigten Kenntnisse. Dazu kommt noch aus jüngster Zeit eine Arbeit über *Chloromyxum thymalli* von LEBZELTER 1912.

So zahlreich die beschriebenen Chloromyxiden sind, so wenig ausführliche Kenntnisse besitzen wir über ihre vegetative und generative Entwicklung. Ein wenig genauer über die vegetative Entwicklung berichtet DOFLEIN 1898. Doch geben auch seine Darlegungen kein vollständiges Verständnis der Entwicklungsgeschichte des von ihm beschriebenen *Chloromyxum leydigi.*

I. Material und Methoden.

Schon in den Monaten März, April, Mai, Juni 1911 hatte ich (ERDMANN 1911) in Neapel den Inhalt der Gallenblasen von 16 ausgewachsenen Selachiern, teils sofort, teils an Ausstrichen und Schnitten untersucht. Drei Gallenblasen waren von *Torpedo marmorata,* 4 von *Torpedo ocellata*, 2 von *Scyllium canicula,* 1 von *Scyllium asterias,* 1 von *Raja batis.* Alle diese Tiere hatten *Chloromyxum leydigi.* Vier Selachier, darunter 3 *Torpedo ocellata* und 1 *Torpedo marmorata,* zeigten bei Lebenduntersuchungen keine Myxosporidien; dagegen fand ich in *Scyllium asterias* eine noch nicht von mir bestimmte Myxosporidienspecies. Von 16 untersuchten Tieren waren also 12 mit *Chloromyxum leydigi* infiziert. Die mir im Juli und August 1911 aus Neapel übersandten Tiere, 1 *Torpedo ocellata,* 1 *Raja clavata* und 3 *Torpedo marmorata* hatten zum Teil Myxosporidien. Drei der Tiere waren infiziert. *Raja clavata* enthielt jene vorhin erwähnte, von mir noch nicht diagnostizierte Myxosporidie. Die Torpedo enthielten *Chloromyxum leydigi.* Diese Feststellung machte ich an Schnitten; dagegen waren die vorher erwähnten 16 Fälle nur durch Untersuchungen des Inhalts der Gallenblasen selbst bestimmt. Selbst-

verständlich ist die Untersuchung der Gallenblase an Schnitten gründlicher, da sehr häufig in den Epithelfalten der Gallenblase sich die Chloromyxen der oberflächlichen Betrachtung bei Lebenduntersuchung entziehen.

Unter den vielen Gallenblasen (61), die ich in den Monaten März, April, Mai, Juni 1911 für meine Infektionsversuche brauchte, habe ich mit seltenen Ausnahmen fast immer Myxosporidien gefunden. Im großen ganzen ist also die Regel bei diesen Tieren, daß sie infiziert sind, der Ausnahmefall bei alten Tieren, daß sie nicht infiziert waren. Sehr häufig kommen außer dem Chloromyxenarten *Leptotheca* und *Ceratomyxa*-Species vor, so daß eine Gallenblase oft 3 verschiedene Species enthalten kann. Ich fand eine Gallenblase mit *Chloromyxum leydigi*, mit *Ceratomyxa reticulata* und mit *Leptotheca parva* infiziert; besonders ist die letztere, *Leptotheca parva*, sehr häufig mit *Chloromyxum* vergesellschaftlicht. Thélohan bildet auf seiner Taf. 7, Fig. 11 ein *Chloromyxum leydigi* ab, an das sich sehr viele Leptotheken geheftet haben. Dieser Anblick ist häufig.

Im Mai, Juni, Juli 1913 untersuchte ich noch einmal verschiedene Selachier, um die Fragen, die ich nicht bei meiner ersten Untersuchung lösen konnte, zu entscheiden.

Die Gallenblasen der von mir untersuchten Selachier wurden teils in toto konserviert und später geschnitten; teils Ausstriche aus dem Inhalt der Gallenblase angefertigt (s. Doflein 1898, p. 283). Bei der Konservierung ganzer Gallenblasen ist es wichtig, die Konservierungsflüssigkeit selbst, nachdem man ein wenig Galle durch eine Spritze aus der Gallenblase entfernt hat, in die Gallenblase einzuführen.

Gewöhnlich gebrauchte ich zum Konservieren Flemming'sche Flüssigkeit, Sublimat-Alkohol-Schaudinn, Bouin'sche und Carnoy'sche Flüssigkeit. Einige Objekte wurden mit Formol und Alkohol für entsprechende Färbungen vorbehandelt.

Gefärbt wurden die Schnitte und Ausstriche nach Delafield, Heidenhain, Giemsa, Best, Lubarsch, v. Kemnitz und Benda. Besonderer Wert wurde auf Fettfärbungen und auf die Darstellung ähnlicher Körper gelegt; zum Nachweis von Glykogen und Eiweiß wurden fast alle in der Literatur angegebenen Mittel verwandt. Einzelheiten finden sich in dem Kapitel Plasma und Zelleinschlüsse.

II. Morphologie und Cytologie des ausgewachsenen Chloromyxum leydigi.

a) Ectoplasma und Pseudopodien.

Eine exakte morphologische Beschreibung eines lebenden *Chloromyxum leydigi* läßt sich schwer geben. Amöboide Protoplasmamassen, deren Größe von 20—150 μ schwankt, mit vielen Inhaltskörpern und vielen, sehr schwer im Leben sichtbaren Kernen, sind hellgrün, grün bis dunkelgrün gefärbt. Die Färbung der vegetativen Form ist nicht immer konstant bei derselben Species. THÉLOHAN schreibt, daß das Plasma in seiner Farbe von gelb bis gelbbraun oder gelbgrünlich schwanken kann. Ich habe auch keine Übereinstimmung der Farbe in derselben Species gefunden, noch war es mir möglich, eine verschiedene Färbung der Chloromyxen, welche wie von manchen Forschern beschrieben, Sporen mit und ohne schnauzenartige Spitze hatten, zu unterscheiden. Ich glaube auch, daß der Zustand der Galle und die Färbung der Galle bei den einzelnen Tieren von Einfluß auf die Färbung des Myxosporidienplasmas selbst ist.

Junge Tiere sind nach ERDMANN 1911 bei *Chloromyxum leydigi* aus *Torpedo marmorata* hyalin, dagegen stark grün bei *Chloromyxum leydigi* aus *Scyllium stellare.* ERDMANN 1911, Taf. 12, Fig. 11 bildet ein vegetatives älteres *Chloromyxum leydigi* aus *Torpedo marmorata* ab, das auf Taf. 18, Fig. 15 noch einmal reproduziert ist. Hyalines Ectoplasma, dunkelgefärbtes Endoplasma mit zwei Arten von Einlagerungen fallen auf. THÉLOHAN bildet Taf. 7, Fig. 8, 1898, ein älteres Tier ab, es enthält zwei Arten von Inhaltskörpern wie das von DOFLEIN auf Taf. 18, Fig. 22a gezeichnete. Das Plasma selbst ist nur bei *Chloromyxum fluviatile* und manchen Jugendformen fast farblos (THÉLOHAN 1898), sonst ist ein gelbgrünliches bis bräunlich gefärbtes Plasma die Regel bei allen anderen Chloromyxiden der Gallenblase.

Ein vom Endoplasma getrenntes Ectoplasma wird von THÉLOHAN bei *Chloromyxum leydigi,* DOFLEIN bei *Chloromyxum leydigi,* LÉGER bei *Chloromyxum truttae* und *cristatum,* ERDMANN bei *Chloromyxum leydigi,* AUERBACH bei *Chloromyxum dubium* beschrieben, nicht von JOSEPH bei *Chloromyxum protei.*

Ich selbst stelle es auf Taf. 18 Fig. 18 dar nach Fixierung mit Alkohol und Färbung nach BEST.

Die hyalinen Pseudopodien sind gezackt oder lappig nach meinen Beobachtungen. DOFLEIN bildet Fig. 22a Taf. XVIII ein Tier mit

in Spitzen ausgezogenen Pseudopodien ab, Thélohan dagegen Fig. 7 und 21 Taf. VII zeichnet breite hyaline Pseudopodien und spitze bei verschiedenen Species. Sporentragende alte Individien haben nie Pseudopodien.

b) Das Endoplasma und seine Einschlüsse.

Chloromyxum ist ein kompliziert gebautes Protozoon. Deshalb mußten zur Darstellung des Plasmas selbst, der Inhaltskörper des Plasmas und Kerne voneinander verschiedenwirkende Konservierungsflüssigkeiten benutzt werden.

Allgemein möchte ich die Empfindlichkeit von *Chloromyxum* gegen Essigsäure erwähnen. Awerinzew spricht (1910 p. 76) sich im gleichen Sinne aus; Sublimat-Eisessig-Alkohol sei auszuschließen und die Carnoy'sche Lösung mit wenigen Tropfen Essigsäure zu versehen.

Das Ectoplasma (Thélohan 1895 p. 206) konnte am besten mit der Bouin'schen Lösung dargestellt werden, dabei hebt sich ein feinfädiges Ectoplasma von einem grobmaschigen, mit Inhaltskörpern beladenen Endoplasma ab.

Die Kernstrukturen ließen sich am besten mit Flemming'schem und Schaudinn'schem Gemisch darstellen.

Da das Plasma von *Chloromyxum leydigi* sich, wie schon Thélohan beschrieben, durch viele Einlagerungen auszeichnet, so ist die Darstellung dieser Körper schwierig. Lebende Tiere zeigen ein starkes Lichtbrechungsvermögen, das von allen Beobachtern bemerkt wurde. Zwei Arten von Kügelchen sind unterscheidbar, ganz kleine, mitunter einen gelblichen Ton annehmende, und große, licht- oder dunkelgrün aussehende Körner sind vorhanden. Die dunklere oder lichtere grüne Farbe richtet sich nach dem Zustande des umgebenden Mediums. Ist die Galle bläulich, so ist *Chloromyxum* lichtgrün, ist sie stark dunkelgefärbt, so geht auch die Farbe des *Chloromyxum* bis ins Tiefgrüne über. Bei den verschiedenen Scylliumarten, die tief in die Leber eindringende, größere Gallengänge haben, ist die Galle sehr oft eingedickt gelblich und voller Gallenfarbstoffkristalle.

Fantham und Porter (1912), mit denen ich darin übereinstimme, daß die Myxosporidien Entzündungen der Gallenblasenwand hervorrufen, haben bemerkt, daß bei infizierten Tieren die Galle eingedickt und getrübt ist. Bei *Torpedo marmorata* trifft es nicht zu, hier ist oft die Galle nicht eingedickt, obwohl Parasiten vorhanden sind. Auerbach erwähnt (p. 456 1907/08), daß bei starker Infektion oft eine hellgrüne Farbe der Gallenblase zu bemerken ist.

Über die Natur der oben erwähnten Einschlußkörper liegen verschiedene Angaben in der Literatur vor. Es lag nahe, die Inhaltskörper für Fette zu halten, da von den älteren Autoren, besonders von THÉLOHAN und DOFLEIN, die Fettnatur vieler Einschlußkörper des Myxosporidienkörpers geschildert worden ist. THÉLOHAN sagt p. 227: Das Fett zeigt sich in Form von Kugeln, die oft verschieden groß, ungefärbt und stark lichtbrechend sind. Sie sind löslich in Alkohol, Äther, Chloroform und Ölen, schwärzen sich in Osmiumsäure und bleiben, nachdem sie mit Osmiumsalzen fixiert sind, unlöslich in Alkohol. Außer diesen Inhaltskörpern unterscheidet THÉLOHAN p. 228 bis 328 andere Einschlüsse des Plasmas, die sich in Osmiumsäure bräunen, aber sich nachher trotz der anscheinenden Fixierung mit Metallsalzen in Alkohol und Äther lösen. THÉLOHAN macht einige besondere Angaben für *Chloromyxum* selbst, die von ihm geschilderte zweite Art von Körpern befinden sich bei *Chloromyxum*. Sie sind klein. Bei *Chloromyxum* bemerkt er noch eine dritte, stark grün gefärbte, 3—4 μ oder 1—5 μ große Art von Einschlüssen, deren Farbe nach der Farbe des einschließenden Mediums der Galle wechselt. Er bedauert p. 229, daß er diese Körper wenig studieren konnte. Sie sind nach ihm löslich in absolutem Alkohol, Äther, Chloroform, Ammoniak, Eisessig. Jod färbt sie nicht speziell. Das Eosin tönt sie nicht, sie werden grau in Osmium-Gemisch. THÉLOHAN schließt in *Chloromyxum* das Vorhandensein von Fetten aus. Er konnte dagegen (Taf. VIII, Fig. 45) Einschlüsse, bei welchen Fettreaktionen eintraten, bei *Myxidium* zeigen.

DOFLEIN sagt p. 304, daß er nur Körper der ersten, von THÉLOHAN geschilderten Gruppe, also Substanzen, welche wir unter die echten Fette zu rechnen pflegen, beobachten konnte. Er glaubt, diese Unterschiede in seiner und in der Behauptung THÉLOHAN's dadurch zu erklären, daß die verschiedenen Reaktionen nur verschiedene Momente im Fortschritt des Stoffwechsels zeigen, so daß nach ihm die sich nur bräunende und dann noch lösliche Substanz eine Vorstufe der Fettbildung darstelle. Stoffe, die DOFLEIN p. 305 bespricht, finden sich im Körper der die Galle bewohnenden Arten. Sie zeigen sich nach ihm als Derivate der Gallenflüssigkeit dadurch, daß sie dem Parasiten die Farbe seines Wirtes mitteilen. Er glaubt, das zu beweisen, indem er mitteilt, daß Arten, welche in verschiedenen Wirten vorkommen, ja nach der Beschaffenheit der Gallenfarbe des Wirtstieres, verschieden gefärbt sind. Jedenfalls stimmt diese Angabe nicht für *Leptotheca parva*, die stets weißlich gefärbt ist, wenn sie auch in einer stark grünlichen oder bräunlichen Galle wohnt.

Gebilde, die nach Doflein Derivate von Gallenfarbstoffen sein sollen, enthält *Ceratomyxa inaequalis*. Sie bleiben nach ihm bei abgestorbenen Tieren unverändert, ebenso in starker Salpetersäure. Eine reihenförmige Anordnung bei *Leptotheca agilis* fällt ihm besonders auf.

Über die Inhaltskörper von *Chloromyxum* hat sich Doflein nicht ausgesprochen. Auch sind seine kurzen Bemerkungen in keiner Weise geeignet, Aufschluß über die Natur der Inhaltskörper zu geben, die in den die Galle bewohnenden Myxosporidien vorkommen. Über die Natur der von ihm näher studierten Kugeln, also der Einschlußkörper, die Thélohan unter 1 und 2 schildert, sagt Doflein, daß sie konsistent sein müssen. Beim Zerdrücken der Tiere bleiben sie erhalten, sie verändern sich nicht in Jodwasser, ebensowenig in Salpetersäure; in Ammoniak hellt sich das Plasma stark auf, die Kugeln bleiben erhalten. Sie lösen sich weder im Wasser, noch in Alkohol, noch in Xylol. Dies gilt für die bei *Myxoproteus ambiguus* vorkommenden Einschlußkörper. Auerbach erwähnt kurz Fetttröpfchen in dem Plasma von *Chloromyxum dubium* 1907/08. Joseph (p. 401/402, 1907) gibt an, daß sich schwarze Tröpfchen in dem Plasma befinden. Lebzelter, 1913, der über die von ihm gebrauchte Konservierungsmethode nichts äußert, gibt an, daß bei Carminfärbung braune Tröpfchen sichtbar werden, die als Fett von ihm angesprochen werden.

Aus den hier erwähnten Angaben geht hervor, daß die Natur der Einschlußkörper der Myxosporidien nicht geklärt ist, wie es ja bei vielen Einschlußkörpern der Protozoen die Regel ist. Außer der Annahme, daß diese Einschlußkörper vielleicht Fette sein könnten, lagen noch die Annahmen ihrer Eiweißnatur und ihrer Glykogennatur nahe.

Chloromyxum leydigi enthält, wie aus den Angaben der erwähnten Autoren ohne weiteres hervorgeht, nur die von Thélohan unter 2 und 3 genannten Inhaltskörper. Die echten Fette, deren Vorhandensein bei anderen Myxosporidien sichergestellt, bei *Chloromyxum* aber fraglich gelassen ist, habe ich als Bestandteil der Inhaltskörper nicht gefunden.

Es handelt sich also hier nur um die von Thélohan unter 2 und 3 erwähnten Inhaltskörper, die ich, ohne im Augenblick weiter darauf einzugehen und diese Namengebung zu begründen, Reservekörper und Farbträger nenne. Die Reservekörper sind die großen grün erscheinenden Kugeln, die Farbträger die kleinen gelbgrünen Körper (Taf. 18, Fig. 15) im lebenden Tiere. Reservekörper und Farb-

körper unterscheiden sich durch ihre Reaktionen im lebenden und toten *Chloromyxum*.

Bei Lebenduntersuchung lösen sich die Reservekörper in Chloroform, Äther 5 Proz., Salpetersäure 1 Proz., Kalilauge, nicht aber in kaltem 100proz. Alkohol, wohl aber in heißem Alkohol. Sie stehen den Fetten hiernach nahe, unterscheiden sich aber durch ihre Unlöslichkeit in kaltem Alkohol. Sie färben sich nicht mit Neutralrot und Methylenblau, sie ergeben nicht die Jodprobe; diese Reagentien färben ebenso wie Jodjodkalium die ganze Zelle braun, ohne die Körner besonders zu tönen.

Methylenblau in schwachen Lösungen färbt das Plasma und die Sporenschalen, nicht die Einlagerungen, dagegen tönt Neutralrot nur das Plasma, ohne die Sporenschalen anzugreifen.

Die kleinen Körner, also Farbträger, lösen sich nicht in kaltem 100proz. Alkohol, wohl aber teilweise in heißem.

Die gebrauchten Fixierungsmittel zeigen folgende Wirkung auf die Inhaltskörper.

Fixierungsmittel	Farbe des Plasmas	Große Körper = Reservekörper	Kleine Körper = Farbträger
Alkohol 100° kalt	stark grün	erhalten	erhalten
„ „ heiß	grünlich	nicht erhalten	oft erhalten
Schaudinn'scher Sublimat-Alkohol heiß	graugrün	nicht vollständig erhalten	oft erhalten
Formol	grün-gelbgrün	erhalten	nicht vollständig erhalten
Flemming	graubraun, graugrün	erhalten	nicht vollständig erhalten
Carnoy	graugrün	nicht vollständig erhalten	erhalten
Bouin'sche Lösung	graugrün	nicht erhalten	nicht erhalten
1/2 Flemming stark und 1/2 Alkohol 100proz.	graugrün	erhalten	erhalten

Die Fettnatur der Reservekörper erscheint, wie schon erwähnt, schon nach Thélohan mit Sicherheit ausgeschlossen, da für andere Myxosporidien echte Fette nachweisbar sind (*Myxoproteus ambiguus*, Doflein, *Myxidium lieberkuhnii*, Thélohan).

Da nun *Chloromyxum* ein die Galle bewohnender Parasit ist, so prüfte ich zuerst die Glykogennatur der Einschlußkörper und kam zu folgenden Resultaten: Ich untersuchte die Glykogennatur der Inhaltskörper nach Carnoy- und Schaudinn'scher Fixierung und wandte die Lubarsch'sche und Best'sche Glykogenfärbung an. Nach Sublimat-Alkohol und Carnoy waren die Reservekugeln, also die

größeren Kugeln, nicht vollständig erhalten; dagegen war um sie herum ein feiner Saum von Glykogen, der sich in Form von Stäbchen, Kügelchen zeigte und je nach der angewandten Farbe rot oder blau erschien, rot bei der Best'schen Carminfarbe, blau in der Lubarsch-schen Färbung. Die in Alkohol fixierten Tiere wurden durch die Best'sche und Lubarsch'sche Färbung stark rot oder blau gefärbt. Die Reservekugeln überzogen sich mit roten oder blauen Farbladungen. Der Eindruck wurde erweckt, als ob die Kugeln total durch die Farbstoffe gefärbt wurden. Die Bilder Taf. 18 Fig. 18–22 zeigen die verschiedenen Färbungen, ganz besonders günstig in Fig. 20, wo die Kerne stark mit den Glykogenkörpern kontrastieren. In den mit Alkohol fixierten Präparaten hätte der Eindruck erweckt werden können, daß die Kugeln vollständig aus Glykogen beständen; aber die von Kemnitz angegebene Kombination einer Fett- und Glykogenfärbung, 1912, p. 527 zeigt folgendes: Färbt man mit Best-scher Färbung die mit Alkohol und starker Flemming'scher Lösung konservierten Tiere, so hat bei Best'scher Färbung der Reservekörper einen roten Ton (Taf. 18, Fig. 19), unter dem man deutlich einen dunklen Inhalt erkennen kann. Diese auffallende Erscheinung ließ mich annehmen, daß die großen Inhaltskörper des Chloromyxumkörpers aus 2 verschiedenen Substanzen zusammengesetzt sind: 1. aus einem Glykogenmantel, der sich leicht auswaschen läßt, und einem festen Kern.

Eiweiß, Fett oder den Fetten nahestehende Verbindungen können vielleicht den Kern bilden. Die Entscheidung, welcher der erwähnten Stoffe in Frage kommt, ist wegen der Zweideutigkeit aller mikrochemischen Reaktionen schwierig. Schubotz 1906 und Vonwiller 1912/13 haben sich mit dem Nachweis der Eiweißkugeln bei Protozoen beschäftigt.

Schubotz spricht sich auf p. 38 für die Eiweißnatur der von ihm in *Amoeba proteus* gefundenen Kugeln aus. Er betont, daß ihr Hartwerden in Alkohol, ihre Rotfärbung durch das Millon'sche Reagenz und ihr Verkohlen in starker Hitze ihn besonders bestärkt haben, an die Eiweißnatur zu glauben.

In der neueren Arbeit (Arch. f. Protistenk. 1912/13) von Vonwiller prüft der Autor p. 398/402 die Reaktionen auf die sog. Eiweißkugeln nach und vergleicht seine Ergebnisse mit denen von Schubotz an *Amoeba proteus* und anderen Amöben selbst. Ich stelle hier die Ergebnisse beider Autoren gegenüber. Schubotz findet erst Methylenblau-Färbung bei toten Tieren; der Farbstoff dringt in lebende Amöben nicht ein. Vonwiller hat die Färbung von wenigen Eiweiß-

kugeln beobachtet. Bismarckbraun färbt nach Schubotz die Kugeln nicht; bei Vonwiller sind sie hell, dunkel und ungefärbt. Intensiv färbt das Neutralrot bei Schubotz die Körner; bei Vonwiller lassen sich je nach verschiedenen Amöbenspecies verschiedene Färbungen durch Neutralrot von leuchtendrot bis orangerot erzielen. Jod färbt bei Schubotz die Kugeln braun und Schwefelsäure bläut sie nicht. Bei Vonwiller fällt auch die Jodprobe verschieden aus. Hellbraun, dunkelbraun oder auch gar nicht wurden die Kugeln gefärbt. Übereinstimmend allein ist, daß nach Fixierung mit 70 proz. Jodalkohol und Färbung mit essigsaurem Delafield sich die Eiweißkugeln immer färben. Neu ist Vonwiller's Behauptung, daß die Eiweißkugeln nach Fixierung mit absolutem Alkohol oder Carnoy'scher Flüssigkeit durch die Giemsafarbe intensiv gefärbt werden. Sie färben sich gelbrötlich, das Eosin wird von ihnen stark gebunden.

Viele im vorangehenden Text geschilderten Eigenschaften haben diese Kugeln bei *Amoeba proteus* mit dem Kern der Reservekörper bei *Chloromyxum* gemein. So wird er hart im Alkohol, löst sich intensiv bei 5 proz. Salz- oder Salpetersäure; auch 2 proz. Alkalien und Ammoniak machen ihn verschwinden. Heißes Wasser löst ihn auch, kaltes Wasser läßt ihn in 24 Stunden verschwinden. Doch eine Probe stimmte nicht. Die Färbung mit essigsaurem Hämatoxylin nach kurzer Fixierung in 70 proz. Jodalkohol ergab keine Tönung. Daher kann ich bis jetzt an einen Eiweißkern in den Reservekörpern nicht glauben und meine auch, daß die Eiweißnatur der Einschlußkörper bei Amöben noch immer nicht sicher erwiesen ist. Sie brauchen keine einheitliche Zusammensetzung zu haben, das haben beide Autoren nicht beachtet.

Daß sie kein Fett enthalten, ist von diesen beiden Autoren nur aus dem Ausbleiben der Osmiumschwärzung geschlossen. Aber alle die Proben, welche die moderne Cytologie besitzt, um vielleicht einen Lecithin-Myelin-Charakter dieser Kugeln nachzuweisen, sind nicht ausgeführt. Die gründliche Forschung von Fauré-Fremiet, Mayer und Schaeffer 1910 zeigt deutlich, daß die verschiedenen Fettsäuren sich verschieden färben und daß ein Ausbleiben der Osmiumbräunung durchaus kein Beweis ist, daß keine Fettsäuren in den Geweben enthalten sind. Es ist notwendig, die Benda'sche Fettfärbung anzuwenden, denn nur so lassen sich gesättigte Fettsäuren färberisch darstellen. Bei Anwendung dieser Methode färben sich bei *Chloromyxum leydigi* die kleinen Kugeln bräunlich; es scheint also, daß Fettsäure und Glykogen zu gleicher Zeit in dem Myxosporidienkörper vorkommen.

Ich habe diese Körner Farbträger genannt, weil sie genau dieselbe Farbe annehmen wie die Gallenderivate in den Geweben und in der Galle selbst. Taf. 18, Fig. 22 zeigt sie nach Methylenblaufärbung und Alkoholfixierung, bei einem Tier, bei dem die Sporenbildung schon fast vollendet und die Reservekörper aufgebraucht waren.

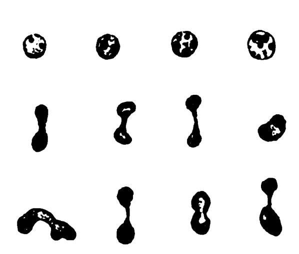
Die Farbstoffträger sind also teilweise myelinhaltig, die Reservekörper sicher glykogenführend, wenn auch die Natur des inneren Kerns (Eiweiß, Fett) noch fraglich ist. Nach dem Ausfall der KEMNITZ'schen kombinierten Fett- und Glykogenfärbung glaube ich eher an die Fettnatur als an die Eiweißnatur dieser Substanz. *Chloromyxum* muß also in seinem Stoffwechsel *Ascaris lumbricoides* gleichen, und das dort von KEMNITZ Gesagte gilt auch hier.

Weiter gibt FÜHNE für Selachier (1908, p. 490) eine Speiseflüssigkeit für das Herz dieser Fische an und erwähnt, daß eine 3—5 proz. Natriumchlorid-Lösung günstig für die Aufrechterhaltung der Lebenserscheinungen bei Selachiern sei.

Wenn man nun *Chloromyxum* in eine solche Lösung setzt, so verlieren die Tiere nach 2 Tagen die großen Körper. Das Plasma erscheint wie ausgesiebt. Ihre Erneuerung in einer Rohrzuckerlösung gelang mir nicht, so kann ich nur sagen, daß die Körper Reservekörper sind, eine Beobachtung, welche mit der Vermutung THÉLOHAN's übereinstimmt, der nach der Bildung der Sporen die Körner aufgebraucht sah. Die Benennung dieser Körper als Reservekörper erscheint also berechtigt.

c) Kern und Kernteilung.

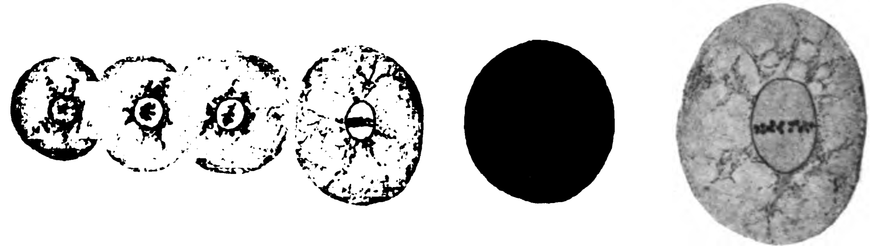
Der Kernbau des vegetativen *Chloromyxum leydigi* unterscheidet sich nicht von der Struktur des typischen Myxosporidienkernes. Seine Größe beträgt 3 μ in ausgewachsenen Tieren. Ein kompaktes Caryosom fällt bei Fixierung mit Schaudinnschem Sublimatalkohol auf. Das Außenchromatin ist nach dieser Fixierung in Form von Brocken der Kernoberfläche angelagert. Ein Netzwerk aus Linin konnte ich bei Kernen, die vegetativen Tieren angehören, nicht finden. Die einzige Andeutung einer Kernteilung ist auf Taf. 17, Fig. 9a abgebildet, nur der Binnenkörper hat eine Spindel gebildet, die im Kern liegt. Hantelformen, die AUERBACH 1911 von *Hennegüya psoropsermica*, Taf. II, Fig. 8 abbildet (Textfig. A), habe



Textfig. A: Kernteilungsfiguren nach AUERBACH 1911, Taf. II, Fig. 8.

ich auch gesehen (Taf. 19, Fig. 32b), weiß aber nicht, ob sie Kunstprodukte sind, da die einzige Teilungsfigur, die ich finden konnte, so sehr einer mitotischen Teilung (Taf. 17, Fig. 9a) gleicht. Bei der Kleinheit der Gebilde ist eine Entscheidung schwierig.

Doflein (1898, p. 307) beschreibt gerade bei *Chloromyxum leydigi* einige Stadien der Kernteilung (Taf. XXI, Fig. 76a—e). Nach seiner Beschreibung ist der Vorgang ungefähr folgender (Textfig. B). Die Chromatosphäre löst sich auf, das Chromatin bildet eine Anzahl un-



Textfig. B: Kernteilungsfiguren nach Doflein 1898, Taf. XXI, Fig. 76 a b c d e, Fig. 77.

regelmäßiger Körper, es zieht sich auch von der Innenfläche der Kernmembran zurück. Chromatin und Achromatin sammeln sich dann in einer Masse, die sich quer durch den Kernraum spannt. Es folgt die Bildung einer Äquatorialplatte, während die achromatische Substanz sich nach beiden Spindelpolen haubenartig ausdehnt. Dann erfolgt die Spaltung der Äquatorialplatte, die Trennung der Tochterplatten und die Umformung in Bläschen.

Diese Art der Teilung habe ich nur bei der Bildung von Sporenanlagen gesehen und zwar bei der Teilung der Gametocyte in eine größere und kleinere Zelle. Der Vorgang wird durch meine Abbildungen Taf. 20, Fig. 41—45 erläutert. Die Kerne sind hier 2—3 μ groß.

Georgevitch 1915 bildet echte Chromosomen in den Teilungen der Sporenanlagen ab (Taf. XVIII, Fig. 32—35). Sie sind hier an anderer Stelle auf Textfig. N, p. 308 wiedergegeben. Sie gleichen wenig den chromosomenartigen Bildungen, die von Keysselitz an gleicher Stelle des Entwicklungskreises der Myxosporidien gesehen wurden (s. Textfig. M, p. 308).

III. Die Entstehung der vegetativen Formen und ihre Vermehrung.

Die Morphologie und Cytologie des erwachsenen Tieres, das sich noch nicht zur Sporenbildung angeschickt hat, bietet wenig Punkte allgemein biologischen Interesses, erst die Entstehung der vegetativen Form aus der Spore und ihre Vermehrung auf asexuellem Wege eröffnet weitere Ausblicke.

Es lag nahe, das Ausschlüpfen des jungen Tieres aus der Spore experimentell zu bewirken und dadurch Fische willkürlich zu infizieren, um so den Entwicklungsgang von den ersten Schritten an zu verfolgen. Dies ist oft versucht worden.

Die klassischen Experimente Thélohan's (1895) sind bekannt und oft wiederholt worden. Gurley, Léger, Auerbach, Erdmann, Lo Giudice verfütterten in irgendeiner Form myxosporidienhaltiges Material und konnten Infektionen erzeugen. Auerbach gibt Daten für die Entwicklung von *Myxidium bergense* und Abbildungen junger Tiere. Er ist der erste, der auf das junge Myxosporidium selbst seine Aufmerksamkeit lenkt; die älteren Autoren beschäftigten sich besonders mit dem Auffinden des Infektionsweges. Diese Frage habe ich ausführlich 1911 erörtert und experimentell nachgewiesen, daß nach Verfütterung von Sporen in Gelatinekapseln und nach Anlegung einer Darmfistel und nachherigem Verfüttern von Chloromyxumsporen und Tieren in Gelatinekapseln junge Formen gefunden werden können.

Nach Prüfung experimentell infizierter Tiere sind die Zeiten des Auftretens der jungen, jüngeren vegetativen Tiere und des Erscheinens der sporentragenden Individuen ungefähr folgende:

Nach 3—5 Tagen erscheinen vegetative einkernige Formen in den Gallengängen, den Lymphgefäßen und in der Gallenblase selbst, am 10. Tag waren nur solche Formen vorhanden, bis zum 13. 19. Tag nach der Infektion fand ich nur große und kleine vegetative Formen, das erste sporentragende *Chloromyxum* nach 39 Tagen.

Die Infektion gelingt leicht, von 33 Tieren waren nach mikroskopischer und makroskopischer Untersuchung 21 Individuen in 9 verschiedenen Versuchen mit Parasiten versehen. Also fast zwei Drittel der Tiere konnten infiziert werden.

Vor dem 3. Tage fand sich kein *Chloromyxum*.

3 Gallenblasen waren nicht infiziert nach dem 1. Infektionstag,

1 Gallenblase war nicht infiziert nach dem 2. Infektionstag; dagegen waren

4 Gallenblasen infiziert nach dem 3. Infektionstag,
1 Gallenblase infiziert nach dem 4. Infektionstag,
2 Gallenblasen infiziert nach dem 5. Infektionstag,
3 Gallenblasen infiziert nach dem 10. Infektionstag,
3 Gallenblasen infiziert nach dem 13. Infektionstag,
2 Gallenblasen infiziert nach dem 20. Infektionstag,
2 Gallenblasen infiziert nach dem 30. Infektionstag,
1 Gallenblase infiziert nach dem 39. Infektionstag,
1 Gallenblase infiziert nach dem 45. Infektionstag.

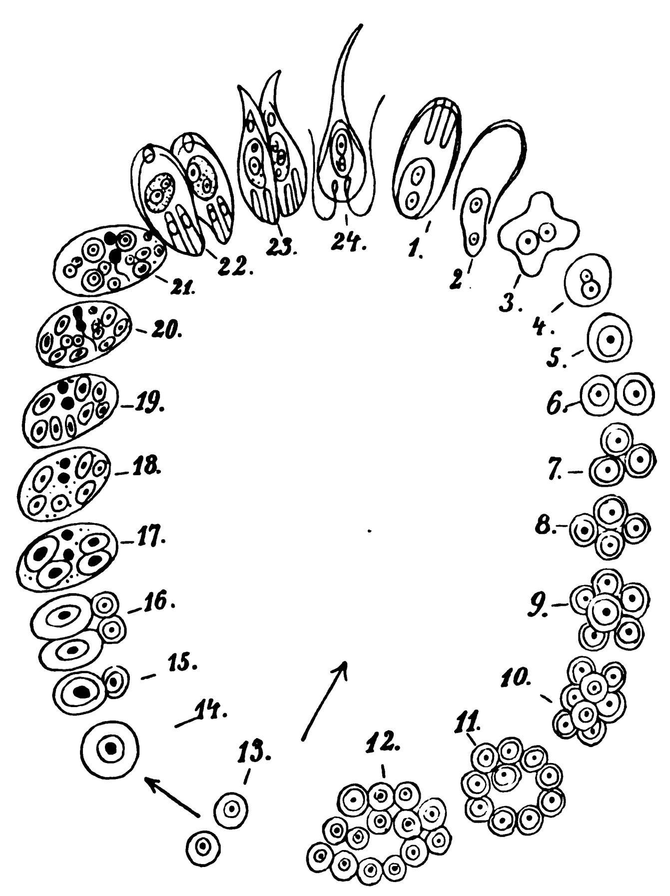
So waren experimentell eine Reihe der wichtigsten Entwicklungsstufen in bezug auf ihr Alter bestimmt. Drei Tage scheinen nötig zu sein, um das Ausschlüpfen der jungen Spore in dem neuen Wirt zu bewerkstelligen, 39 Tage sind erforderlich, damit sich sporentragende Tiere bilden können.

Zum leichteren Verständnis der folgenden Darlegung, die sich mit einem ausgedehnten Beobachtungsmaterial anderer Autoren auseinanderzusetzen hat, bilde ich das Schema einer Myxosporidienentwicklung ab, wie es von Georgevitch 1915 aufgestellt worden ist (Textfig. C). Wir beachten, daß die junge ausschlüpfende Myxosporidie zweikernig dargestellt wird, sie wird einkernig, vermehrt sich, schreitet zur Sporenbildung und läßt die zweikernige Spore wieder entstehen. Ich gehe hier jetzt nicht auf die große Lücke in dem Schema zwischen Fig. 13 u. 14 ein, es soll nur zur Übersicht dienen.

Für *Chloromyxum leydigi* ist es Tatsache, daß die Spore, selbst wenn sie das alte Tier verlassen hat. zweikernig ist und erst nach dem Ausschlüpfen einkernig wird. Die auf Taf. 17, Fig. 1 gezeichnete Spore, in der der junge Keim sich noch befindet, hat zwei nicht gleich große Kerne, aber das ist nicht die Regel. Meistens sind die beiden Sporenkerne gleich groß. Auch das ausgeschlüpfte Tier ist noch zweikernig (Taf. 17, Fig. 5). Diese Figur ergänzt die von mir nach dem Leben gezeichneten Bilder von jungen auf Gallenplatten gezogenen Chloromyxen (Erdmann 1911, Taf. XII, Fig. 1—4). Auch hier sind zuerst zwei Kerne, später ein Kern sichtbar.

Fig. 6 und 7 stellen junge einkernige Myxosporidienformen dar, die auf Gallenplatten gezogen waren. Die eine Form stammt von einem sog. *Chloromyxum incisum* aus *Raja batis*, die Spore hatte keine Schnauzenspitze, dagegen stammt Fig. 6 wie auch Fig. 5 von einem Tier, welches aus einer Chloromyxumspore schlüpfte, die eine Schnauzenspitze hatte. Das Plasma dieser jungen Keime ist mit einigen wenigen Farbelementen versehen. Das *Chloromyxum* aus

Raja batis hatte mehr Einschlüsse als das junge Tier aus der Gallenblase eines Torpedo. Ein starkes Caryosom mit wenig Außenchromatin und eine deutlich erkennbare Kernmembran bildet den typischen Myxosporidienkern. Ich habe bis jetzt keine Mitose bei diesen jungen Tieren gefunden.



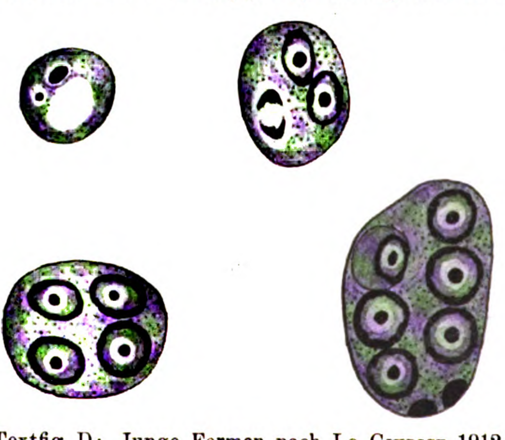
Textfig. C: Entwicklungskreis nach Georgevitch 1915, Textfig. B.

Während das Einkernigwerden des ausgeschlüpften Tieres auf Gallenplatten leicht zu beobachten ist, stößt der Nachweis im infizierten Tiere selbst auf Schwierigkeiten (Erdmann 1911, p. 156 bis 157). Auerbach 1910, p. 72—82 stellt ausführlich die Geschichte der Infektionsversuche zusammen und berichtet die Ergebnisse seiner eigenen. Im Magen erfolgt keine Veränderung der Sporen nach ihm bei *Myxidium bergense*. Ich selbst fand noch am 6. und 10. Tage

nach der Infektion mit Sporen einkernige und zweikernige junge Formen in den Gallengängen und der Gallenblase des Torpedos. Ob diese zweikernigen Tiere aus den einkernigen als erster Schritt einer vegetativen Veränderung entstanden sind, wage ich nicht zu entscheiden. Doch beweist das Vorhandensein einkerniger Formen, die von AUERBACH und mir gesehen und abgebildet, daß ein einkerniges Stadium an dem Anfang der Myxosporidienentwicklung sich befindet.

In zwei Punkten weiche ich von AUERBACH's Darstellung der Jugendformen ab. Ich konnte keine diffuse Verteilung von Chromatin in ihnen, wie sie AUERBACH 1910, p. 79 abbildet (Fig. 26 oder 39), entdecken. Auch das Aneinanderlegen zweier jungen Tiere und die sog. Plasmogamie (Fig. 27 oder 39 bis i) habe ich nie bei *Chloromyxum* gesehen. Da AUERBACH 1912 diese Stadien umdeutet, so gehe ich nicht auf diese Erklärung ein. Seine Fig. 27 c, d, e, i sind sicher nur Degenerationserscheinungen.

Die von LO GIUDICE abgebildeten Jugendformen von *Myxobolus ellipsoides* (Taf. 1, Fig. 1 u. 2) haben keine Ähnlichkeit mit Myxosporidien, eher mit vakuolisierten Zellen. Die auf Seite 56—61 geschilderten Infektionsversuche bei *Myxobolus ellipsoides* sind schon von AUERBACH 1912, p. 39, richtig kritisiert. LO GIUDICE's Infektionsmethode ist unnatürlich und ungeeignet, da das Abschnüren einer Darmschlinge und Einspritzen der Sporen in dieselbe nur pathologische Bedingungen schafft. Auch hat LO GIUDICE, Fig. 5, 6, 7, 8, sehr merkwürdige Jugendstadien abgebildet (Textfig. D), die durchaus nicht den typischen Myxosporidienkern besitzen. Fig. 8, 9, 10 sind sicher Formen der „Inselbildung“, vielleicht auch 6 u. 7. Auch Fig. 5 würde ich zwischen die Fig. 21—24 einordnen, auf denen die Teilung der Propagationszellen dargestellt ist. So setzt seine Arbeit also eigentlich, wie die von KEYSSELITZ und SCHRÖDER, erst bei der Bildung der Propagationszellen ein. Sie liefert keine neuen Daten zur Jugendgeschichte von *Myxobolus ellipsoides*.



Textfig. D: Junge Formen nach LO GIUDICE 1912, Taf. I, Fig. 5, 6, 7, 9.

Ein besonders günstiges Bild eines jungen Chloromyxum ist das nächste Stadium (Taf. 17, Fig. 10), es stellt eine dreikernige Myxosporidie dar. Sie hat ein sehr wenig gefärbtes Protoplasma, in dem sich zwei eigenartige Einschlußkörper befinden, auf die ich weiter unten zurückkomme.

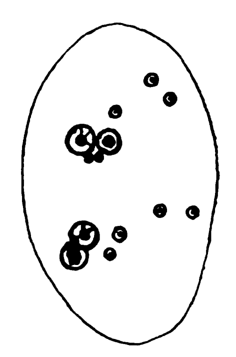
Fig. 12 auf Taf. 17, die Teilung einer etwas älteren Myxosporidie. Das Plasma des Tieres durchschnürt sich, nachdem sich mehrere Kerne gebildet haben. Dies würde also eine einfache vegetative Teilung darstellen. Bei älteren Formen zeigt sich Knospung. Kleine, oft einkernige oder auch zweikernige Knospen lösen sich von dem großen Muttertier ab. Auf Taf. 19, Fig. 38 kann die Knospe nicht mit einem Pseudopodium verwechselt werden, weil die Knospe einen Kern hat, dagegen ist das Pseudopodium kernlos. Mit langen dünnen Stielen sind diese Knospen dem Muttertier öfter angeheftet, so daß man noch lange den Zusammenhang der kleinen Knospe mit dem alten Tier verfolgen kann. Taf. 17, Fig. 8, 9 stellen 2 junge Knospen dar. Sie sind kleiner als die Tiere, die sich auf Gallenplatten oder auf dem Deckglas aus Sporen (Erdmann 1911) entwickelt haben. Ein Verwechseln mit Keimen ist also nicht möglich. Gleichartige Knospenbilder, wie Doflein und Cohn bei den von ihnen untersuchten Myxosporidien angeben, habe ich nicht gefunden. Um mit Sicherheit das Vorkommen solcher Vielknospungen auszuschließen, müßte ich erst Chloromyxen in den anderen Monaten des Jahres, als ich bisher getan, untersuchen. Die vegetativen Tiere können unter Umständen, ehe sie zur Sporenbildung schreiten, außerordentlich groß werden (Taf. 19, Fig. 38).

Der vordere Abschnitt eines großen vegetativen Tieres ist auf Taf. 17, Fig. 11 dargestellt. Hier liegen in dem sehr feinwabigen Plasma viele Kerne, die ein großes Caryosom und reiches Außenchromatin haben. In einem Kern zeigen sich zwei Caryosome. Auffallend sind die großen Einschlüsse. Der Gedanke liegt nahe, daß diese Einschlüsse Reste von Blutkörperchen seien, sie färbten sich nicht mit Best'scher Färbung, sondern blieben bei dieser, wie auch nach der Heidenhainfärbung, fast ungefärbt. Doch glaube ich trotzdem, daß sie trotz des negativen Ausfalls dieser Färbung mit verdauten oder aufgenommenen Blutkörpern zusammenhängen. Diese Meinung wird durch die Arbeit von H. B. Fantham und A. Porter 1912 gestützt, die nicht an die Harmlosigkeit der Myxosporidien in der Galle glauben. Der starke Blutreichtum der mit Myxosporidien erfüllten Galle ist bedeutsam. Überall finden sich in den Epithelfalten der Gallenblase und den feinen Kapillaren, auch in der Gallen-

blase selbst, Blutkörperchen, die, wie es scheint, von den Myxosporidien aufgenommen werden. FANTHAM und PORTER vertreten die Meinung, daß eine Entzündung der Gallenblase durch die Tiere verursacht wird, und ich möchte mich dieser Meinung anschließen, da außer diesem großen Blutreichtum eine starke Epithelwucherung der Gallenblasenwand sich findet. Diese Epithelwucherung kann oft so stark sein, daß die an der Gallenblasenwand sitzenden Tiere fest eingeschlossen von den vergrößerten und zahlreicheren Epithelzellen erscheinen. So erklärt sich vielleicht auch die Angabe vieler Autoren, daß die Myxosporidien in das Epithel der Gallenblase eingesenkt sind. Bei Schnitten unterliegt man selbstverständlich leicht dieser Täuschung, aber durch Ausstriche und Flachpräparate der Gallenblasenwand zeigt sich doch, daß die größeren Tiere nur angeheftet an die Wand der Gallenblase sind. COHN (1896) sagt, daß die Stadien der von ihm untersuchten Myxosporidien im Hecht auch in das Epithel eingesenkt seien. Er gibt auf Taf. XVII, Fig. 13, 14 eine außerordentlich instruktive Abbildung wieder, die dies erläutert.

Vegetative Stadien von *Chloromyxum leydigi* hängen, wenn sie größer werden, traubenartig in die Gallenblase hinein. Diese stellen auf Schnitten lange, schmale Bänder vor, die frei in die Gallenblase selbst hineinragen. Diese langen Bänder zeigen sehr häufig rosenkranzförmige Einbuchtungen, und diese Einbuchtung bildet wahrscheinlich die Stelle, an der die Myxosporidie in Teilstücke zerfällt. Diese lang hängende Traube habe ich aber nur bei den Chloromyxen entdeckt, die nicht Sporen trugen (Taf. 17, Fig. 14). Sporentragende Tiere hatten im allgemeinen ein anderes Aussehen. Entweder waren es frei in der Galle schwebende Individuen, die an besonders ausgezeichneten Stellen, von denen ich noch sprechen werde, Sporen aufwiesen. Andere Formen saßen an der Gallenblasenwand fest oder auf dem verdichteten Gerinnsel der Galle selbst. Sie waren sehr klein und enthielten nur Sporen. Ähnlich wie *Ophryocystis* nach LÉGER auf den Epithelwänden der Malpighischen Gefäße sitzt, ebenso sitzen diese weniger großen, sporenbildenden Individuen auf der Wand der Gallenblase (s. Taf. 20, Fig. 67); dasselbe gibt auch COHN an. Er meint, daß die Pansporoblasten aus dem ursprünglichen Gewebe frei werden und sich dann an irgendeine Unterlage festsetzen. Sehr häufig sind solche sporentragende Teile eines Individuums in der Literatur als jüngere Stadien, die Sporen tragen, abgebildet. Ich glaube aber, daß in fast allen Fällen diese jüngeren, sporentragenden Individuen Teile einer großen alten zerfallenen Muttermyxosporidie gewesen sind, aus der die sporenbildenden

Zonen herausgefallen sind. Für die von mir untersuchten Chloromyxen wurde mir ein schöner Beweis durch eine Fig. von Doflein. Doflein 1898 gibt auf Taf. XXI, Fig. 80 einen solchen sporentragenden Teil eines alten Tieres (Textfig. E). Deutlich ist zu erkennen, daß hier schon der Anfang der Sporenbildung stattgefunden hat. Doflein beschreibt diese Form als Exemplar mit verschiedenen großen Kernen. Die Abbildung Taf. 19, Fig. 33, 34, 35 von mir zeigt genau eine solche sporenbildende Region in einem Muttertier. Deutlich ist das Plasma des Muttertieres von dem Plasma des sporenbildenden Teiles verschieden. Einen solchen sporenbildenden Bezirk möchte ich „Insel" nennen. Durch die Einwirkung der Konservationsflüssigkeit hebt sich sehr oft eine solche Insel von dem Mutterboden durch eine feine Spalte ab. Im lebenden Tier erscheint sie als eine große Blase, die sich aus dem Plasma des Muttertieres emporwölbt und in der man mitunter bei Lebenduntersuchungen Kerne unterscheiden kann (Erdmann 1911, p. 152).



Textfig. E: Junge Formen nach Doflein 1898, Taf. XXI Fig. 80. Ersichtlich eine Insel darstellend.

Das Plasma solcher alten Chloromyxen ist wenig widerstandsfähig und schon durch die Bewegung des Wirtes beim Entleeren der Gallenblase können die flachen Scheiben zerrissen werden. In den Gallengängen selbst findet man sehr oft stark verfallen aussehendes Myxosporidienplasma, in dem sich schwach färbende, und fast degenerierte Kerne zeigen (Taf. 19, Fig. 36).

Sicher dient das Anheften solcher sporentragenden Inseln an die Gallenblasenwand selbst zur Erhaltung der Spezies, denn die Vollendung der Sporenbildung wird sehr oft erst an diesem Orte stattfinden (s. Abbildung Taf. 20, Fig. 67). Sowie aber die Sporen bei dieser Form gebildet sind, fallen sie aus dem Gewebe heraus. Der den Chloromyxen eigene Schwanzanhang zerreißt das Plasma, und jetzt erst ist es für die Erhaltung der Spezies vielleicht von Nutzen, daß die Spore mit der Galle selbst die Gallenblase verlassen kann.

Teilung und Knospung in diesen beiden Formen dienen also der vegetativen Vermehrung. Von manchen Autoren wird außerdem noch eine Vermehrung durch Schizonten angenommen. Von Doflein ist für Myxosporidien ein vegetatives Stadium der Vermehrung in den Epithelien der befallenen Körperhöhlen beschrieben worden (1898, p. 759). Doflein's Abbildungen der Jugendstadien in dem

Epithel der Niere des von *Hoferellus cyprinus* befallenen Tieres erscheinen nicht ganz überzeugend. AUERBACH fand epitheliale Formen von *Myxidium bergense,* die den Verdacht erwecken, als ob auch sie keine Protozoen sind. Von JOSEPH sind sie von *Chloromyxum protei* auf Taf. 16, Fig. 2—7 abgebildet. Ich habe 1911, p. 153 angegeben, daß die aus den Sporen von *Chloromyxum leydigi* auf Gallenplatten ausgeschlüptten Tiere nur kurze Zeit leben. Ich meinte, daß vielleicht kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen der jungen Myxosporidie sie in die Wände des Gallenblasenepithels kriecht, um dort ein Schizontenstadium zu durchlaufen (ERDMANN 1911, Taf. II, Fig. 13). Aber dieser vereinzelte Befund vermag die Frage nicht zu entscheiden. Auch AWERINZEW hat für *Myxidium* spez. epitheliale Jugendstadien beobachtet. Ich selbst habe seit 1911 auf Schnitten und Flachpräparaten der Gallenblase eifrig nach Schizontenstadien gesucht. Ich habe nur ein mir nicht einwandfrei erscheinendes Schizontenstadium gefunden (Taf. 17. Fig. 13), das ich abbilde. Der Gallenblasenwand aufliegend entdeckte ich weiter ein kugeliges Gebilde, das anscheinend 4 junge einkernige Myxosporidien enthält. Ob dieses Vermehrungsstadium eine normale Schizogenie ist, oder ob es eine junge Myxosporidie darstellt, die sich in der Sporenschale geteilt hat, wie es auch 1914 GEORGEVITCH bei der von ihm untersuchten Myxosporidie beobachtete, will ich nicht entscheiden. Jedenfalls spricht nichts dagegen, daß ein Schizontenstadium im Entwicklungsgang des *Chloromyxum leydigi* möglich ist (Taf. 19 Fig. 37 u. Taf. 17, Fig. 13).

An lebenden Tieren habe ich 1911 eine besondere Art Vermehrung, eine innere Knospung beschrieben. Wenn ältere Chloromyxen auf Gallenplatten übertragen werden, so grenzen sich an einigen Stellen körnige, gelbgrüne Protoplasmamassen ab, die sich mit einer starken Membran umgeben und aus dem blaugrün gefärbten Muttertier stark abheben. Nachdem das angrenzende Gewebe zerfallen ist, teilen sich diese gelbgrünen, vegetativ entstandenen Tochtertiere nach 5—7 Stunden (ERDMANN 1911, Taf. XII, Fig. 15, 16 und Taf. XIII. Fig. 17, 18) und bilden neue vegetative Tiere.

Taf. 18, Fig. 29 stellt einen jungen Myxosporidienkörper dar, der sich aus dem alten sterbenden Gewebe löst.[1])

[1]) AUERBACH hat 1912 verschiedene Ausstellungen an meiner Darstellung des Infektionsweges der Myxosporidien gemacht. Ich muß ihm unbedingt zugeben, daß es in meiner Arbeit 1911, S. 154 nicht Magen- sondern Magendarm-Inhalt heißen muß. Dies Versehen wurde nicht bei der Korrektur richtig gestellt. Doch kann ich mich nicht mit seinen Darlegungen über das Auslesen oder Ausheilen



Derselbe Vorgang spielt sich auch in dem Wirtstier ab, wenn man Gallenblasen mit Myxosporidien in allen Altersstufen verfüttert, wie ich auch 1911 ausführlich berichtete. Sicher wird auch ohne Eingreifen des Experimentators dieser Vorgang sich in der Natur abspielen, wenn der Wirt durch Fressen von myxosporidienhaltigen Fischen sich neu infiziert.

IV. Die Umwandlung der vegetativen Formen in generative und die Ausbildung der Sporenanlage.

Nach der ausführlichen Schilderung der vegetativen Formen, die durch die Vielgestaltigkeit ihrer Vermehrungsweise überraschen, bleibt das von strittigen Meinungen erfüllte Gebiet der Entstehung der generativen Formen aus den vegetativen zur ausführlichen Besprechung.

Als Ausgangspunkt liegt das vegetative *Chloromyxum* mit seinem früher geschilderten Bau vor. Das Plasma des Tieres spielt eine untergeordnete Rolle bei den wichtigen Prozessen dieser Umwandlung.

a) Umwandlung der vegetativen Formen in generative.

Den bedeutsamsten Aufschluß für das volle Verständnis der Sexualitätserscheinungen der Myxosporidien gipfelt in der Frage: Wie entstehen aus den vegetativen Kernen **Kerne**, welche später zur Grundlage der geschlechtlichen Vorgänge dienen. Die Autoren, welche bis jetzt die Sporenbildung der Myxosporidien untersucht haben, haben zur Beleuchtung dieses Gegenstandes wenig beigetragen. Fast alle Verfasser erwähnen, daß, ehe die Sporenbildung einsetzt, eigenartige Zellgruppen sich bilden. Diese Zellgruppen bestehen aus drei Zellen, von denen zwei durch eine dritte keilartig auseinandergedrängt werden. Sie sind von Mercier 1906 beschrieben worden. Schröder 1906, Keysselitz 1908, Auerbach 1912, Parisi 1912, Lo Guidice 1912 beobachteten diese. Da sich in den vegetativen Formen von *Chloromyxum leydigi* und bei den anderen be-

junger Fische, die infiziert werden sollen, einverstanden erklären. Ob Sporen im Kot sind oder nicht, ist kein Zeichen, daß das Tier parasitenfrei ist. Ich habe auf S. 290 dieser Arbeit gezeigt, daß 39 Tage verstreichen können, ehe frisch infizierte Tiere zur Sporenbildung schreiten. Die mit infizierten Fischen zusammengehaltenen Tiere können sich stets neu infizieren und diese neue **Infektion kann** erst nach vielleicht 30—40 Tagen bemerkt werden.

schriebenen Myxosporidien jene charakteristischen Gruppen Taf. 19, Fig. 31 d finden, so kann auch ich mich den Feststellungen dieser Autoren anschließen. Die vegetativen Formen der polysporen Myxosporidien haben gleich große Kerne, nur PARISI beschreibt bei *Sphaerospora caudata* schon bei ganz jungen Formen Taf. XVI, Fig. 3 seiner Arbeit verschieden große Kerne. Diese Beobachtung werde ich später deuten (vgl. Textfig. H, p. 303).

Es ist nun wichtig zu erklären:

1. Wie entstehen aus den vegetativen Kernen diese Dreiergruppen?

2. Wie entstehen aus diesen Dreiergruppen die Kerne, welche die Sporenlage darstellen?

Die verschiedenen Autoren haben sich in folgender Weise darüber ausgesprochen:

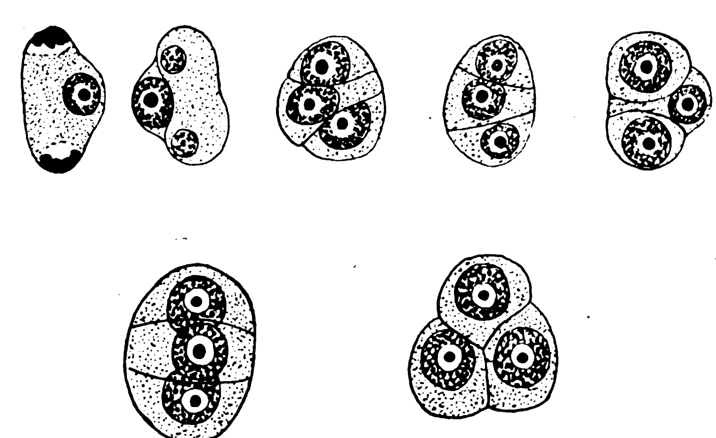
MERCIER 1906, p. 16 in seiner wichtigen Arbeit bildet auf Fig. 6 diese merkwürdige keilförmige Zelle ab (s. Textfig. R, p. 313). Man sieht deutlich auf MERCIER's Taf. I, Fig. 1—6, wie sich aus einer einkernigen Zelle dieses dreikernige Zellennest bildet. Ob hier irgendein Kern, von dem die Neubildung aus geht, in irgendeiner Weise verschieden vom vegetativen Kern ist, hat MERCIER nicht angedeutet.

SCHRÖDER 1907, p. 363 gibt genauer die Entstehung dieser Propagationszellen. Er sagt, daß am Rande des vegetativen Tieres (1907, p. 363) sich Kerne befinden, welche im Bau vollständig vegetativen Kernen gleichen. Diese Kerne rücken in das Innere, umgeben sich je einzeln mit Plasma und stellen so die Propagationszellen erster Ordnung dar. Durch Teilungen dieser Randzellen in viele Teile entstehen kleinere Kerne, die dann als Microgameten nach SCHRÖDER's erster Auffassung anzusprechen sind, während die großen Zellen Macrogameten darstellen. Nach SCHRÖDER's zweiter Auffassung würden die großen Zellen Gametocyten darstellen. Die eigentliche Frage, wie entstehen nun die Gametocyten oder die Gameten aus den vegetativen Kernen, ist nicht erschlossen.

Von den anderen erwähnten Autoren liegen vereinzelte Angaben vor.

KEYSSELITZ sagt in seiner Arbeit 1908, p. 253, daß er schon sog. Propagationszellen erster Ordnung fertig in dem vegetativen Tier gefunden hat, als er seine Untersuchungen angefangen. Aus diesen Propagationszellen erster Ordnung sollen die Propagationszellen zweiter Ordnung entstehen. Wie die Propagationszellen erster Ordnung entstanden sind, gibt KEYSSELITZ nicht an, er grenzt aber diese nicht von vegetativen Kernen ab. Nach KEYSSELITZ sind die

Propagationszellen einkernig, rundlich und 4 bis 9 μ groß. Bewegung ist nicht vorhanden, ihr Plasma ist fein alveolär gebaut und besitzt eine dichtere Struktur, als das sie umgebende Endoplasma. Infolgedessen färbt sich dies Plasma stärker. Im Anfang ist der Kern nur mit einer schmalen Plasmazone umgeben, später wird diese breiter. Eine Zellmembran ist bei *Myxobolus pfeifferi* nicht vorhanden, die Kernteilung, durch welche aus den Propagationszellen erster Ordnung Propagationszellen zweiter Ordnung werden, ist eine echte Mitose, die in allen ihren Stadien von Keysselitz geschildert worden ist. Den Schluß dieser Teilungen bilden typisch angeordnete Zellhaufen. Diese Zellen entfernen sich nach Keysselitz nicht voneinander (p. 257), sondern bleiben zusammen und platten sich gegenseitig ab. Die eine der Zellen tritt nun in Teilung ein; ihre Produkte ordnen sich derart an, daß sie sich der nicht der Teilung unterlegenen Zelle in charakteristischer Weise anlegen, indem sie dieselbe in ihre Mitte nehmen. Dabei gewinnt die betreffende Zelle Keilgestalt und fügt sich, wie der Schlußstein eines Gewölbes, zwischen die beiden anderen ein (Textfig. F). Eine derartige Anordnung der Propagationszellen ist die Regel. Die Größe



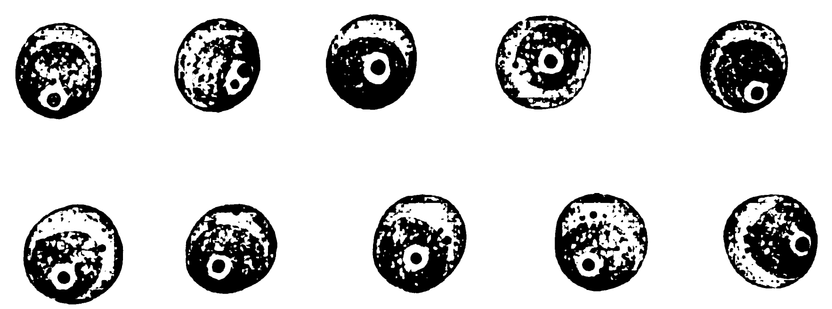
Textfig. F: Entwicklung der Dreiergruppen nach Keysselitz 1908, Taf. XIII, Fig. 33—39.

dieser Zellen und ihrer Kerne kann verschieden sein. Dieser Vorgang kann sich nach Keysselitz wiederholen.

Lo Guidice, 1912 p. 66 hat sich *Myxobolus ellipsoides* Thel. als Studienobjekt gewählt und stimmt insoweit mit Keysselitz überein, daß nach einer Reihe von Teilungen der Propagationszellen erster Ordnung Propagationszellen zweiter Ordnung gebildet werden.

Wie diese Propagationszellen selbst aber entstehen, ist auch bei ihm nicht geklärt. Nach einer längeren Periode häufiger Zellteilung der Propagationszellen erster Ordnung findet wieder jene interessante Bildung der Dreiergruppe statt. Seine Figuren zeigen nicht die außerordentlich klare Mitose, welche sich bei *Myxobolus pfeifferi* nach KEYSSELITZ auffinden lassen. Lo GUIDICE meint, daß sofort aus der Propagationszelle erster Ordnung eine Dreiergruppe entstehen kann, und dieser Ansicht kann ich mich nur anschließen.

Bei *Chloromyxum* unterscheidet sich, um dies vorweg zu nehmen, der vegetative Kern von einem Kern einer sog. Propagationszelle erster Ordnung durch ein charakteristisches Merkmal. Das Chromatin ist netzartig um den ganzen Zellkern gesponnen und dies Netzwerk ist so fein, daß es von der gewöhnlichen Struktur des Außenchromatins des Myxosporidienkernes vollkommen verschieden ist (Taf. 19, Fig. 31a und 31b). Auch habe ich Bilder gefunden, nach denen man die Umbildung eines vegetativen Kerns in einen Kern mit diesem feinen Netz verfolgen kann. Lo GUIDICE 1912, Taf. I, Fig. 11—20, bildet bei seinen Propagationszellen erster Ordnung Kerne ab, um die sich auch ein feines Chromatinnetz legt. (Textfig. G) KEYSSELITZ zeigt dasselbe auf Tafel VIII, Fig. 1—21.



Textfig. G: Bildung der Propagationszellen nach Lo GIUDICE 1912, Taf. I, Fig. 11—20.

Er spricht es aber nicht aus, wie Lo GUIDICE, daß sofort aus den Propagationszellen erster Ordnung Propagationszellen zweiter Ordnung unter Umständen entstehen können; dieser Meinung Lo GUIDICE schließe ich mich wie gesagt an. Er sagt: zwei Fälle sind bei der Bildung der Propagationszellen zweiter Ordnung möglich. Das Caryosom der Propagationszellen erster Ordnung zerfällt in 2 Teile. Der kleinere Teil stellt das sekundäre Caryosom von KEYSSELITZ dar. Danach erfolgt auch die Zweiteilung, und dieser Prozeß kann bis auf weiteres fortgesetzt werden, oder aus der

Propagationszelle erster Ordnung kann die Bildung der Dreiergruppe, ähnlich wie KEYSSELITZ sie geschildert hat, erfolgen.

AUERBACH 1912 geht nicht weiter auf die Bildung der Propagationszellen erster und zweiter Ordnung ein. Er schreibt folgendes: Bei *Myxidium bergense* wird der Vorgang der Sporenbildung durch die Bildung von Propagationszellen erster Ordnung eingeleitet. Um einen großen Kern der vegetativen Form lagert sich ein dichteres, sich mit Giemsa dunkelblau färbendes Protoplasma, ebenso entstehen Zellen von zusammen 4 μ Durchmesser. Diese Zellen können sich teilen und geben so den Propagationszellen zweiter Ordnung den Ursprung. Diese unterscheiden sich in keiner Weise von den ersteren, sie liegen meist zu dritt aufeinander.

PARISI spricht bei *Sphaerosphora caudata* 1912 nicht von Dreiergruppen. Dreiergruppen sind bei ihm nicht abgebildet, sondern nur durch ungleiche Teilung des Caryosoms entstehen zwei Teilprodukte, doch spricht auch er von einem Netz, welches um den Kern geschmiegt ist, wie eine Membran. Nur in einem seltenen Falle hat PARISI (p. 7) eine Dreiergruppe gefunden, deren Herkunft ihm unbekannt war. Also nur das Entstehen dieser Dreiergruppe aus Propagationszellen erster Ordnung ist geklärt. Wie diese selbst entstehen, ob die Dreiergruppe, wie es den Anschein hat, ein notwendiges Glied in der Gameten- oder Gametoblastenbildung ist, ist nicht ganz sicher erwiesen. Doch alle Autoren stimmen darin überein, daß diese Dreiergruppen Gametoblasten oder Gameten sind.

Bei *Chloromyxum leydigi* geht die bedeutsame Umwandlung der **vegetativen** Kerne in **generative** Kerne auf folgende Weise vor sich.

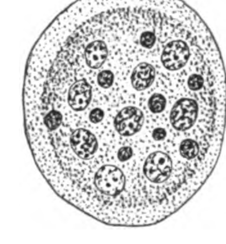
Der Kern zeigt nicht mehr ein deutliches Caryosom und Außenchromatin, sondern ist, wie ich schon früher gesagt habe, umsponnen von zarten chromatischen Fäden. Sobald dieser Vorgang das Kerninnere verdeckt, grenzt sich dieser Kern mit einem kleinen Plasmasaum von seinem Mutterboden ab. Ein wenig später findet man Kerne, die 2 Caryosome haben, und nach kurzer Zeit entstehen 2 Zellen, die einen deutlich netzartigen Kern haben. Solche Kerne, die ein wenig kleiner als die vegetativen Kerne sind, findet man zu zweit, dann wieder einzeln, in den vegetativen Tieren. Nachdem dieser Vorgang sich mehrfach wiederholt hat, entstehen statt 2 Kerne 3 (Taf. 19, Fig. 31 a—31 d). Der eine Kern teilt sich sofort noch einmal und die Teilprodukte drängen sich um den liegengebliebenen Kern aus der ersten Teilung. Diese Kerne haben ein zartes chromatisches Gewebe, das sich blau mit Giemsafärbung färbt. Ein solcher Kern mit seinen beiden Nachbarn ist nun der Anfang

einer ganz auffallenden Erscheinung. In dem vielkernigen vegetativen Tier bilden sich nicht an jeder Stelle diese Dreiergruppen, sondern in ganz bestimmten Bezirken findet diese merkwürdige Erscheinung statt. Die Kerne dieser Dreiergruppen bilden durch schnelle Teilung gleich große Kerne, die durch ihre geringe Größe und die fehlende hockerige chromatische Hülle kenntlich sind. Sie haben ein zartes Außenchromatin und ein kleines Caryosom. Sind diese Kerne nun in großer Anzahl entstanden, so heben sie sich immer höher aus dem Plasma des Muttertieres und bilden hoch gewölbte Kuppen. Bei Lebendbetrachtung fallen diese Stellen als große schwach gefärbte Blasen auf, die schon 1895 von THÉLOHAN beschrieben worden sind. Sie erheben sich also über das Gewebe, sie grenzen sich durch eine zarte Haut ab (Taf. 19, Fig. 32a—33b), weiter haben sie nicht die stark dunkelgrüne Färbung, welche lebend das alte Chloromyxumgewebe kenntlich macht. Viele Einschlüsse des alten Plasmas liegen oft an den Rändern solcher höher gewölbten Kuppen, die ich von jetzt ab „Inseln" nennen will (Taf. 19, Fig. 35). Selten kann man bei Lebendbetrachtung in diesen Inseln Kerne erkennen, sie erscheinen stark flüssigkeitsreich. Dagegen enthalten im gefärbten Präparate diese Inseln Kerne, die sich lebhaft teilen. Die Spindeln dieser Kerne sind lang gestreckt, im Gegensatz zu den vegetativen Spindeln, die gedrungen erscheinen. In diesen Inseln finden sich häufig 16—18 Kerne, die alle gleich groß sind (Taf. 19, Fig. 33b). Sehr leicht trennen sich diese Kerninseln von dem mütterlichen Gewebe, werden dann durch die Bewegung der Gallenflüssigkeit fortgerissen und finden sich oft freischwimmend oder an den Wänden der Gallenblase festgeheftet. Das fast kernlose vegetative Gewebe, — einen solchen vegetativen Kern habe ich auf Taf. 19, Fig. 36 abgebildet, — erscheint lebend als eine wolkenartige Masse, die leicht zerfällt. Nach Konservierung in kaltem SCHAUDINN'schen Sublimat-Alkohol nimmt sie heftiger das Eosin bei Giemsafärbung auf als die Inseln, die einen stärker grünen Farbton annehmen. Mit den Entleerungen der Galle gelangt sie in den Darmkanal. Häufig sind die Gallengänge des Wirtes von plasmatischen Resten des Muttertieres erfüllt.

THÉLOHAN (p. 277) sagt, daß die polysporeen Myxosporidien der Gallenblase schon auf der absteigenden Entwicklungsreihe der Myxosporidien sich befinden. Während die disporeen Myxosporidien das Plasma solange im wirklich lebensfähigen Zustande erhalten, bis die Sporen ausgebildet sind, geht bei den polysporeen Myxosporidien der Gallenblase das Plasma des Muttertieres schon vorher zugrunde.

Diese Reduktion des mütterlichen Plasmas geht noch weiter bei den polysporeen Myxosporidien, die in der Muskulatur parasitieren. Hier ist bei der Sporenbildung das vegetative Plasma ganz verschwunden.

Bleiben nun die Inseln noch in dem Verbande, so bietet sich folgendes Bild: Das alte *Chloromyxum* hat 1. vegetative Kerne, 2. vegetative Kerne, die sich in Netzkerne umwandeln, 3. Kernnester, 4. Inseln mit gleich großen Kernen. Neu zu beschreiben sind Inseln mit nicht gleich großen Kernen, die auf Taf. 19, Fig. 34 gezeichnet sind. Die Inseln mit gleich großen Kernen wandeln sich also in Inseln mit ungleich großen Kernen um. Eine solche Insel mit ungleich großen Kernen hat Parisi in seiner Arbeit 1913, Taf. I, Fig. 3 abgebildet. Es ist also kein junges Tier, das ungleich große Kerne hat (Textfig. H).



Textfig. H: Junge Form nach Parisi 1912, Taf. XII, Fig. 3; anscheinend eine Insel darstellend.

Mit der Umwandlung der Inseln mit gleich großen Kernen in Inseln mit ungleich großen Kernen setzt die eigentliche Sporenbildung ein.

V. Bildung und Beschreibung der Spore mit einigen Bemerkungen zur Speziesbestimmung von *Chloromyxum leydigi*.

Die Inselbildung war das auffallendste Zeichen der vorher geschilderten Periode. Sie ist eine Zwischenstufe in der Umwandlung zu generativen Formen. *Chloromyxum* zeichnet sich deshalb vor anderen Myxosporidien aus, daß es einen streng lokalisierten Bezirk besitzt, in dem sich die geschlechtlichen Vorgänge abspielen.

Diese setzen nun direkt mit folgendem Vorgang ein:

Die vielen gleich großen Kerne fangen an stark zu wachsen und können bei sehr kleinen Inseln fast das ganze Plasma verdecken. Einige Kerne umgeben sich mit einem stark lichtbrechenden, von Inhaltskörpern freien Protoplasmasaum. Zwei von diesen Zellen, deren Grenzen deutlich sichtbar sind, rücken näher zusammen und wölben sich aus dem Plasma vor. Die Kerne schwellen an, ihre Färbkarkeit ist gering. In jedem dieser Kerne erfolgt nun, nicht immer gleichzeitig, eine Kernteilung. Diese ist durch ihre Gestaltung bedeutsam. Sie unterscheidet sich scharf von der vegetativen Teilung

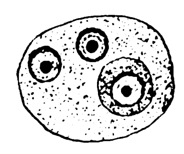
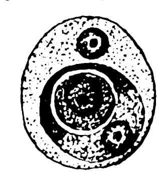
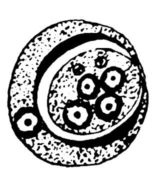
durch die nur hier auftretende besondere Anordnung des Chromatins (Taf. 20, Fig. 40—44).

Die chromatischen Bröckchen runden sich und ordnen sich nahe einem Pol der Zelle an, hier bilden sie eine Äquatorialplatte, in der ich aber nur Kugeln, keine Stäbchen beobachten konnte. Diese Kugeln ordnen sich in zwei Platten an und strecken sich ein wenig. Sie rücken voneinander fort, bleiben aber in beiden Hälften miteinander verbunden; das ganze Gebilde macht einen gitterartigen Eindruck. Bei der jetzt folgenden Zellteilung entstehen eine große und eine kleine Zelle. Die kleine Zelle hat einen chromatinreicheren Kern als die große, er ist zuerst sehr klein, streckt und weitet sich immer mehr, nachdem die großen Zellen immer näher aneinander zusammengerückt sind. Eine Gruppe von vier Zellen ist entstanden, die zu zwei Paaren besteht, das erste Paar, groß, mit viel Protoplasma und rundem blasigen Kern, das zweite klein, plasmaarm und mit stark färbbaren chromatischen flachen Kernen (Taf. 20, Fig. 47 bis 51). Alle Zellen aber liegen lose im Mutterplasma. Dieses Stadium findet man sehr oft, die Zellen wachsen langsam heran und zeichnen sich schon äußerlich sichtbar von der Umgebung durch ihr helles Protoplasma ab. Auf diese Weise, durch annähernd gleichzeitig heteropole Teilung zweier Zellen der Inseln mit gleichartigen Kernen entstehen die Inseln mit ungleich großen Kernen. Jede so gestaltete Vierergruppe stellt eine Sporenanlage dar, auf dem Bild Taf. 19, Fig. 34 sind zwei Sporenanlagen sichtbar. Zwei isogame Gametocytenzellen haben nach je einer heteropolen Teilung die Sporenanlage geformt. Die Vierergruppe macht aber jetzt starke Veränderungen durch, die die kleinen Zellen am meisten verwandeln. Ihr Kern streckt sich und die Zellen weichen auseinander. Die eine der Zellen wandert nach unten und es erfolgt gleichzeitig eine Drehung einer der großen Zellen um 90°. Jetzt erscheinen, von der Oberfläche gesehen, die Zellen der Vierergruppe so angeordnet, daß die kleinen Zellen oben und unten an den beiden Polen des kugelartigen Gebildes liegen, während die großen Zellen den Kugelring bilden.

Diese Drehung der Zellen beschreibt IKEDA 1912, p. 251, bei der Aktinomyxidie, *Tetractionomyxon intermedium*, die überhaupt in den ersten Entwicklungsstadien Ähnlichkeit mit den Myxosporidien zeigt.

Bei der nun folgenden Ausgestaltuug der Sporen gehen zwei Prozesse oft nebeneinander her, die Aufteilung der Zellen und die Hüllenbildung. Entweder kann die vollständige Hüllenbildung

sehr früh einsetzen oder aber sehr spät. Soweit ich es verfolgen konnte, ist der erste Teil der häufigere, wie er auf Taf. 20, mit Ausnahme der Fig. 57 u. 58, dargestellt ist. Stets aber sind die Hüllzellen die Zellen, die sich durch ihren Chromatinreichtum auszeichnen, sie teilen sich nicht weiter und sind mit den Hüllzellen des sog. Pansporoblasten, in dem zwei Sporen entstehen, genetisch gleich. Sie gleichen ferner den Hüllzellen der einzelnen Spore jeder der 8 Sporen bei Aktinomyxidien, während die beiden Hüllzellen der ganzen Spore den Restkernen oder Zellen der Myxosporidien gleichen. Unter Restkernen oder Restzellen müssen nur solche Gebilde verstanden werden, die somatischer Natur sind, nichts mit der Sporenbildung selbst zu tun haben, später von der Spore getrennt werden und untergehen. Restkerne sind eindeutig in den von Awerinzew 1911 (s. Textfig. I) abgebildeten Formen von *Myxidium*

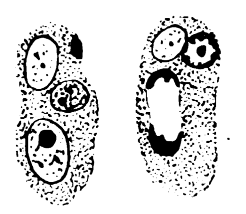
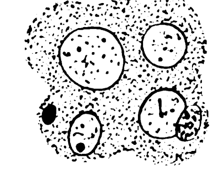




Textfig. J: Echte Restkernbildung nach Awerinzew 1911, Textfig. G, F, E.

spec. Weiter sind als echte Restkerne anzuerkennen die stets als solche bei Ceratomyxen und Leptotheken beschriebenen (vgl. Awerinzew 1908, Taf. 7, Fig. 6, 7, vgl. hierzu Textfig. P, p. 311). Auch die im zerfallenen Muttergewebe der mictosporeen Formen zugrundegehenden Kerne, nachdem die Inselbildung der Propagationszellenbildung stattgefunden, sind echte Restkerne. Wie sich der Fall bei den polysporeen Myxosporidien, die in vielen Sporenanlagen je zwei Sporen bilden, verhält, konnte ich nicht in der Literatur finden, sicher aber gehen auch da mit dem vegetativen Gewebe Restkerne zugrunde. Wahrscheinlich wird sich auch bei den cystenbildenden Myxosporidien vegetatives Gewebe in manchen Frühstadien in der Cyste nachweisen lassen, wenn auch die Cystenhülle selbst von dem Wirt gebildet wird. Hier würde sich dann eine auffallende Analogie mit den Microsporidien, die Weissenberg 1913 beschrieben hat — *Glugea anomala* und *hertwigi* —, ergeben. Auch die in der Muskulatur schmarotzenden Myxosporidien müssen Restkerne oder Restzellen haben, die aber noch nicht nachgewiesen sind.

Dagegen sind als Reduktionskerne, in der Myxosporidienliteratur von einer Anzahl von Autoren nicht immer gleichwertige Gebilde, die meistens auf Schnittpräparaten gesehen worden

sind, beschrieben worden und oft als Restkerne oder restkernartige Gebilde gedeutet worden (AUERBACH 1912, Taf. 2, Fig. 11, 14, 16, 18).

Textfig. K: Reduktion und Restkerne nach AUERBACH 1912, Taf. II, Fig. 11, 12, 16.

Diese Reduktion (Textfigur K) habe ich auch gefunden, halte die Kerne und kernähnlichen Gebilde aber für Chromatinbrocken, welche der Kern der Hüllzellen ausstößt (Taf. 20, Fig. 64), denn im Totalpräparat findet man stets viele solche Brocken, die der Hüllenbildung dienen und schließlich nach der Bildung des Glykogens in Hülle und Polkapsel verschwinden. Der Kern der Hüllenzellen ist dann chromatinleer und blasig (Taf. 20, Fig. 62, 63).

Also bei *Myxidium bergense* ist sicher keine Reduktion nachgewiesen, wenn unter Reduktion die Halbierung des Chromatinbestandes einer später zur Geschlechtszelle werdenden Zelle verstanden wird. Nur ein Abströmen von Chromatin, wie ich es auf das Genaueste bei *Chloromyxum leydigi* verfolgen konnte, scheint nach AUERBACH's Abbildungen bei *Myxidium bergense* stattzufinden.

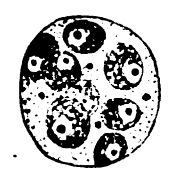
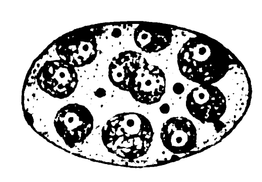
SCHRÖDER beschreibt zwei Restkerne bei *Sphaeromyxa sabrazesi*, die sich bilden, nachdem 14 Zellen im Disporoblast entstanden sind. Ob sich diese beiden Restkerne von den beiden späteren Gameten ableiten, ist nicht bekannt, sie sind sicher den beiden Kernen in den Hüllzellen der disporoblastigen Myxosporidien gleich, die jetzt keine Hüllzellen mehr bilden, da sie funktionslos geworden. Die gesamte Sporenanlage hat keine eigene Hülle, nur ihre Kerne finden sich also vor. Jede Spore wird von zwei eigenen Hüllzellen umkleidet. SCHRÖDER beschreibt während der späteren Aufteilung der Kerne in der Sporenanlage dunkelgefärbte Kügelchen, die aus den 8 peripheren Kernen austreten, er deutet sie nicht; sie werden sicher auch zur Hüllenbildung benutzt. Auch das stimmt mit meinen Beobachtungen überein, daß die Kerne der Hüllzellen größer und flach werden, ehe sie vakuolig erscheinen. Hierin gleichen sich *Sphaeromyxa sabrazesi* und *Chloromyxum leydigi* vollkommen. Eine echte Reduktion ist also auch hier nicht beschrieben.

Bei *Myxobolus pfeifferi* haben die beiden Hüllzellen des Disporoblasten ihre Funktion bewahrt, sie bilden die Disporoblastenhülle. KEYSSELITZ will eventuell als erste Reduktionsteilung die Abschnürung der Hüllzelle ansehen. Die später beim Zwölfzellstadium

auftretenden vier rundlichen Körper hält der Autor wahrscheinlich für Reduktionskerne, also eventuell dann also doch wohl zweite Reduktionsteilung. Bezeichnend fügt er Seite 261 hinzu: „Sie verschwinden bei der Trennung des Zehnzellhaufens in zwei“ (Taf. XIII, Fig. 76, Keysselitz). Das stimmt mit meinen Beobachtungen überein, die Chromatinbrocken müssen verschwinden, wenn die Sporoblastenhülle selbst gebildet wird.

Mercier bezeichnet die primären Hüllkerne, die nach ihm keine Disporoblastenhülle bilden, mit Reduktionskernen. Hier gilt das gleiche, was ich von der Schröder'schen Darstellung gesagt habe. Daneben kommen auch Chromatinbrocken vor, die ihren chromatischen Charakter verloren haben (Taf. 20, Fig. 52). Auch diese werden sicher zur Bildung der Sporenhülle verwandt.

Lo Guidice's Darstellung (Taf. I, Fig. 40, 41) der betreffenden Verhältnisse bei *Myxobolus ellipsoides* deckt sich mit der Keysselitzschen. Textfig. L zeigt Chromatinbröckchen, die nicht als Kerne aufgefaßt werden können. Parisi 1913 bildet Taf. XVI, Fig. 15 einige Chromatinbrocken ab, deren Bedeutung er nicht erklärt, zwei Hüllzellen des Disporoblasten sind vorhanden. Awerinzew, der vor beginnender Sporenbildung bei *Ceratomyxa drepanopsettae* eine Copulation annimmt, bildet im Vierzellenstadium zwei Macro- und zwei Microgametocyten sowie vier Reduktionskerne ab, die später in das Plasma der somatischen *Ceratomyxa* ausgestoßen werden. Der Autor zeigt nicht, daß diese Chromatinbrocken aus dem Kern durch eine Kernteilung entstehen. Sie sind also vorläufig als Chromatinkugeln, die in das Plasma (vgl. Textfig. P p. 311) ausgestoßen sind, anzusehen.

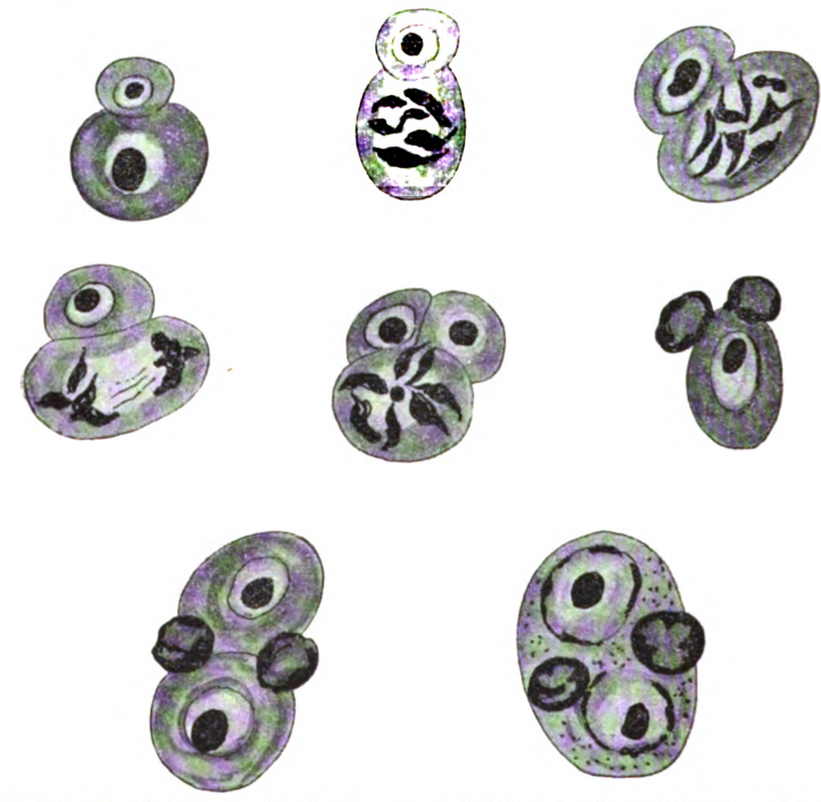
Textfig. L: Reduktion nach Lo Giudice 1912, Taf. I, Fig. 40, 41. Anscheinend Bildung der Sporenschale darstellend.

Da ich den Beweis für erbracht halte, daß die bis jetzt beschriebenen „Reduktionserscheinungen“ nicht mit einer Verminderung der Chromosomen um die Hälfte ihrer Zahl zu tun haben, sondern Umbildungserscheinungen der Chromatinbestandteile sind, die der Hüllenbildung dienen, wende ich mich der Ansicht von Keysselitz zu, der „eventuell“ Teilung der Gametocyte in eine große und eine kleine Zelle als die erste Reduktionsteilung anspricht. Als Hauptstütze dieser Ansicht wird angeführt, daß die Teilung der Gametocyte, welche eine große und eine kleine Zelle entstehen läßt, die einzige heteropole Teilung (Keysselitz, Taf. XIII, Fig. 40—44)

(Textfig. M) in dem ganzen Entwicklungskreis sei. Ich selbst konnte dies zwar für *Chloromyxum leydigi* bestätigen (Taf. 20, Fig. 41—46). Auch durch die gitterartige Anordnung des Chromatins ist sie hier ausgezeichnet. Diese Teilung ist von allen



Textfig. M: Eventuelle Reduktion nach KEYSSELITZ 1908, Taf. XIII, Fig. 40—44.



Textfig. N: Aufteilung der Gametocyte und Bildung echter Chromosomen nach GEORGEVITSCH 1915, Taf. 54, Fig. 31—38.

Beobachtern gesehen (MERCIER, AUERBACH, PARISI, SCHRÖDER, AWERINZEW), sie liefert aber stets die Zellen oder Kerne der Hülle der Sporenhülle oder Sporocystenhülle. Dies hat die vorangehende Besprechung zweifellos ergeben.

Das Gegenteil, daß diese Teilung eine echte Reduktionsteilung, also eine Zahlenreduktion der Chromosomen darstellt, ist bis jetzt von keinem Autor einwandfrei nachgewiesen. Auch die Arbeit von GEORGEVITCH (1915) läßt nach den Abbildungen nichts derartiges erkennen (Textfig. N). Zwar sind hier bei seinem günstigen Objekt anscheinend echte Chromosomen vorhanden, doch zeigen sich diese nur in der großen Zelle der Gametocyte, nachdem die kleine Zelle gebildet ist. Von einer Reduktion spricht der Verfasser überhaupt nicht. Die Aufreihung der Abbildungen (Fig. 34, 35, 36) läßt nicht erkennen wie die Teilprodukte in der Sporenanlage verwandt werden. Die kleinen Zellen werden, wie die Abbildungen zeigen, zu Hüllzellen, deren Kerne später allein sichtbar sind. Es ergibt sich ohne weiteres der Schluß aus diesen Darlegungen: Weder die Bildung der Hüllzellen oder der Hüllzellenkerne, noch das Ausstoßen von Chromatinkugeln in der Sporenanlage während der Aufteilung der Gametocyten ist Reduktion.

Ich habe die Reduktion nach und vor der Vereinigung der beiden Gametenkerne in der jungen, eben ausgeschlüpften Spore gesucht, sie hier nicht gefunden, das beweist aber nicht, daß sie nicht dort sein könnte. Ich möchte diese Stelle im Entwicklungskreis für das Auftreten der Reduktionsteilung für wahrscheinlicher halten als gerade ihr Erscheinen vor dem Anfang der Sporenanlagebildung oder in der Sporenanlage selbst. Spätere Untersuchungen müssen diese Frage klären.

b) Bildung der Sporenanlage.

Gehen wir nun die Ansichten der neueren Autoren durch, wie sich der Anfang der Sporenbildung gestaltet, so können wir hier viel mehr Übereinstimmung feststellen, als bei der Frage nach dem Vorhandensein und dem Ort der Reduktionsteilung. Fast alle Autoren beobachten das Auftreten zweier Kerne oder zweier Zellen, die miteinander verschmelzen, und so die erste Sporenanlage darstellen. Die Zellverschmelzung ist aber, und hier weichen die Ansichten auseinander, nicht notwendig mit einer Kernverschmelzung verbunden.

Es treten 2 Zellen verschiedenen Ursprungs zusammen und ihre Kerne verschmelzen oder zwei Zellen treten zusammen und ihre Kerne verschmelzen erst, nachdem das junge Tier die Spore verlassen hat oder kurz vor dem Verlassen derselben. Auch bei der zweiten Ansicht gibt es wieder Abweichungen: entweder treten ein Macrogametocyt und ein Microgametocyt zusammen und bilden die

Sporenanlage. Oder zwei gleichgroße Zellen (Isogameten) schnüren je eine kleine Zelle ab und beide Paare vereinigen sich zu einer Vierergruppe (KEYSSELITZ, ERDMANN, SCHRÖDER II. Deutung).

Zellverschmelzung und Kernverschmelzung erfolgen gleichzeitig nach der ersten Auffassung, dann läßt das Syncaryon sämtliche Zellen der Sporenanlage entstehen, wie es AWERINZEW zuerst schildert. Zwei vegetative und zwei Geschlechtskerne entstanden ursprünglich aus einem Kern. Aus dem Geschlechtskern bilden sich durch Abgrenzen gegen das umgebende Plasma vermittels eines Plasmasaums zwei echte Zellen, die Gametocyten, die durch eine Teilung in Macro- und Microgameten zerfallen. Diese kopulieren und bilden ein Syncaryon, aus dem später die Polkapselzellen, die Amöboidkeime und die Schalenzellen entstehen. Hier ist also das Syncaryon schon der Ausgangspunkt der Sporenbildung. In der Spore selbst kann dann natürlich nicht die Verschmelzung der Sporenkerne erfolgen, sonst wären zwei Kernverschmelzungen in einem Entwicklungskreise vorhanden. Darauf hat HARTMANN 1909 schon hingewiesen. AWERINZEW klärt diese Schwierigkeit nicht auf, er hat keine reifen Sporen gesehen und das Ausschlüpfen des jungen einkernigen Keimes bei *Ceratomyxa drepanopsettae* nicht beobachten können. Ordnet man AWERINZEW's Figuren in der unten angegebenen Weise um, so wird man ohne weiteres eine Vierergruppe bilden können, ohne an eine Verschmelzung denken zu müssen. *Ceratomyxa* folgt dann dem Typus KEYSSELITZ, ERDMANN mit der Ausnahme, daß die größeren Zellen der Vierergruppe die Hüllzellen liefern.

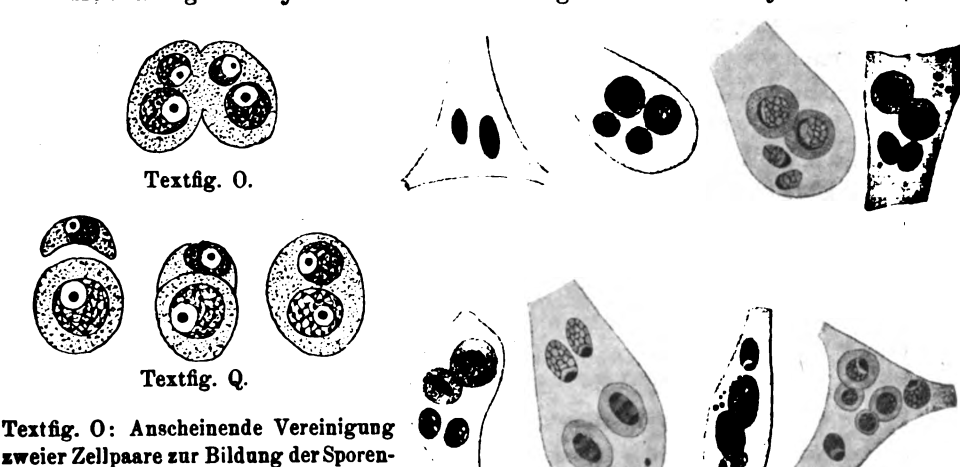
Tafel	VII,	Fig.	4	=	Stadium	1
"	"	"	5	=	"	2
"	"	"	6	=	"	3
"	"	"	14	=	"	4
"	"	"	8	=	"	5
"	"	"	15	=	"	6
"	"	"	13	=	"	7
"	"	"	16	=	"	8
"	"	"	10	=	"	9
"	"	"	11	=	"	10
"	"	"	12a	=	"	11
"	"	"	12	=	"	12

SCHRÖDER (Deutung 1), AUERBACH, MERCIER, LO GIUDICE, PARISI stehen auf dem Standpunkt, daß ein Micro- und ein Macrogametocyt sich aneinander legen und die Sporenanlage bilden. PARISI (Textfig. O) gibt auf Taf. XVI, Fig. 14 ungewollt den Beweis, wie

die Zellenpaare sich aneinanderlegen. Alle diese Autoren haben aber nicht die Bildung der Vierergruppen abgebildet, es bleibt hier eine Lücke bei

Mercier	Taf.	I,	Fig.	19—27,
Auerbach	„	III,	„	8a—15,
Lo Giudice	„	I,	„	29—34,
Parisi	„	XVI,	„	13—18.

Ich glaube daher, daß das Anlagern der Microgametocyten an die Macrogametocyten stets die Teilung der Gametocyte in eine



Textfig. O.

Textfig. Q.



Textfig. P.

Textfig. O: Anscheinende Vereinigung zweier Zellpaare zur Bildung der Sporenanlage, nach Parisi 1912, Taf. XVI, Fig. 14.

Textfig. P: Bildung der Sporenanlage nach Awerinzew 1909, nach Umordnung seiner Figuren von Taf. VII, Fig. 4, 5, 6, 14, 8, 15, 13, 16, 10, 11, 12a, 12. Nähere Beschreibung siehe Text.

Textfig. Q: Vereinigung der Microgamete mit der Macrogamete nach Parisi von mir als Hüllzellenbildung umgedeutet. Parisi 1912, Taf. XVI, Fig. 11—13.

Hüllzelle und Gametocyte II. Ordnung darstellt. Parisi's Einreihung der Bilder (Textfig. Q) würde ich gerade umkehren. Fig. 13 würde die Kernteilung, Fig. 12, 11 die Streckung der Hüllzellen bedeuten.

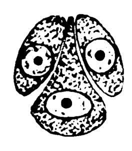
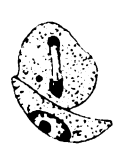
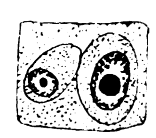
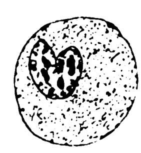
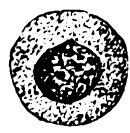
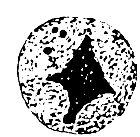
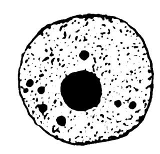
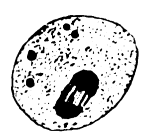
Auch Auerbach's Deutung 1912 seiner Figuren von 1910 gehört nach meiner Meinung zu den Deutungen, bei denen Copulation und Hüllzellenbildung nicht voneinander scharf geschieden worden sind.

Wenn Auerbach 1912 die 1910 geäußerte Ansicht zurücknimmt, daß „die monosporen Individuen zunächst Macro- und Microgameten bilden, nachdem sie sich vorher geteilt hatten, die Gameten in Plasmogamie zusammentreten und aus der Copula eine einzige Spore entsteht“ (p. 26), so ist dies sicher richtig. Die fraglichen Figuren (Fig. 35f, g) hält Auerbach (p. 25) jetzt für Macro- und Microgameten des monosporen Typus von *Myxidium bergense;* welche sich paarweise aneinander legen und schließlich verschmelzen. Handelt es sich wirklich in den fraglichen Figuren um monospore Formen, so würde Fig. 39f und g nicht die Vereinigung der Macro- und Microgameten unbedingt darstellen müssen, denn dann hätte der Autor die beiden Gameten je für sich in den betreffenden Größenverhältnissen abbilden müssen. Ich glaube aber eher, daß zwei Isogameten mit der ersten für die Hüllzellen der Spore bestimmten Zelle gezeichnet sind, die sich später zusammenlegen, wie es bei *Chloromyxum leydigi* im Gewebe geschieht. Auch die Darstellung der Sporenentwicklung bei dem mictosporen *Myxidium bergense* zeigt nicht deutlich, daß wirklich Macro- und Microgameten sich in dem Muttergewebe bilden, es können Taf. 2, Fig. 5, 6 ebensogut vegetative Kerne, die sich in generative umwandeln, darstellen; Fig. 6—14 läßt folgende Deutung zu: zwei Zellenpaare (Hüllzelle und Gametocyte) haben sich aneinander gelegt, wie ich es für *Chloromyxum leydigi*, Keysselitz für *Myxobolus pfeifferi* gezeigt hat. Auerbach hat 5 μ dicke Schnitte zu seinen Untersuchungen benutzt (p. 18) und keine Ausstriche. Nur Ausstriche und Schnitte zusammen geben sicher die richtigere Deutung.

Kein Autor hat also überzeugend nachgewiesen, wie sich die beiden Zellen aneinanderlegen und wie sich die Vierergruppe bildet. Allein Keysselitz und Schröder (Deutung 2) haben vor mir die Bildung der Vierergruppe deutlich gemacht. Nimmt man meine Vermutung an und willigt in die Umordnung von Awerinzew's Figuren, wogegen keine Tatsache und Beobachtung spricht, so lassen sich alle bisher geschilderten Myxosporidienentwicklungen einheitlich deuten.

Zwei Isogameten legen sich zusammen, schnüren die kleineren Hüllzellen ab, bilden die Vierergruppe, dann ist die Sporenentwicklung weiterhin gleich, wenn man von der Kernverschmelzung in der Sporenanlage bei Keysselitz und Schröder (1. Deutung) absieht. Mercier's Figuren (Taf. I, Fig. 20—26), die die frühe Kernverschmelzung beweisen sollen, können nicht als Beweis für einen solchen Vorgang angesehen werden; sie sehen eher wie Degenerationsbilder aus

(Textfig. R). Ich betrachte daher gegen die Ansicht des Autors den Fall vom *Myxobolus pfeifferi* als Beispiel, in dem die Gametocyte eine große und kleine Zelle abschnürt, die Bildung der Vierergruppe fehlt, wie das auch KEYSSELITZ richtig dargestellt hat. Es bleibt nur ein gradueller Unterschied bei den verschiedenen Formen, insofern die Kernverschmelzung in der Sporenanlage (KEYSSELITZ, *Myxidium*, SCHRÖDER, *Sphaeromyxa*) oder in der fertigen Spore oder beim Ausschlüpfen aus der Spore stattfindet (AUERBACH, *Myxidium*; ERDMANN, *Chloromyxum*; *Myxidium* spec. nach AWERINZEW).

Textfig. R: Bildung der Dreiergruppe, Copulation und Reduktion, nach MERCIER 1909, Taf. II, Fig. 6, 11, 12, 19, 20, 21, 22, 23.

Nimmt man meine Umserierung der AWERINZEW'schen Bilder von *Ceratomyxa* nicht an und stellt sich auf den Standpunkt von AWERINZEW und MERCIER, daß eine Kernverschmelzung vor Bildung der Sporenanlage erfolgt, so ist in der Tat ein prinzipieller Unterschied vorhanden und wir hätten die merkwürdige und unerklärbare Tatsache einer zweimaligen Kernverschmelzung.

AUERBACH hat 1912 versucht, beide Bildungsweisen zu vereinigen, aber es heißt die großen Unterschiede verwischen, wenn hier von einer weitgehenden Übereinstimmung gesprochen wird. Geht die Kernverschmelzung in der Sporenanlage im Vielzellenstadium (SCHRÖDER, KEYSSELITZ) oder in der Spore vor sich, so ist das junge Tier ein diploides Tier, es bleibt diploid, bis die Reduktion stattgefunden hat, also bis zu der heteropolen Teilung, wenn diese die Reduktion darstellt, in der Sporenanlage würden sich dann nur haploide Zellen befinden. Sollte aber die Reduktionsteilung nach Ausschlüpfen des Tieres aus der Spore vor der Kernver-

schmelzung stattfinden, so wären die Kerne in der Spore diploid und die haploide Generation betrüge nur eine Zellenfolge. Findet aber die Kernverschmelzung vor der Anlage der Spore statt (AWERINZEW, MERCIER), so ist die Spore diploid, wenn nicht die sofortige Ausstoßung von Chromatin als Reduktion aufgefaßt wird, die diploide Generation würde dann nur eine Zellenfolge im Entwicklungscyklus ausmachen, und die vegetativen Chloromyxen wären haploid. Anders wäre es natürlich, wenn der Kern des Macrogameten und des Microgameten oder der beiden Isogameten vor ihrer Vereinigung je einzeln Reduktionsteilungen besäßen. Dann wäre die Spore und das vegetative Tier diploid. Das hat MERCIER aber nicht geschildert.

Auf die Schwierigkeiten, diese doppelte Kernverschmelzung zu deuten, ist AUERBACH nicht eingegangen, ich halte es also für verfrüht, Vereinfachungen dort einzuführen, wo die Grundtatsache, „Stattfinden einer Reduktion", noch nicht geklärt ist.

Die weitere Aufteilung der in ihre Hülle eingeschlossenen Gametocyten bietet bei *Chloromyxum leydigi* kein von den anderen Myxosporidien abweichendes Bild. Die Aufteilung geht vor sich, bis folgende Zellen in jeder Anlage vorhanden sind, die vier Polkapselkerne, zwei Gametenkerne und zwei Hüllzellenkerne (vgl. Taf. 20, Fig. 55—66). Sind zwei Sporenanlagen nebeneinander vorhanden, so verdoppelt sich die Zahl der Kerne in einem Sporenbildungsbezirk.

Chloromyxum leydigi hat nach DOFLEIN einen zweisporigen Sporoblast. THÉLOHAN bildet nur Tiere mit je einer einzigen Sporenanlage ab. In den von mir untersuchten Wirten des *Chloromyxum leydigi* wechseln Tiere mit je einer, mit zwei und vielen Sporenanlagen ab. Die Sporenanlagen können leicht getrennt werden. Einige Bemerkungen zu den in der Literatur häufig vorkommenden Ausdrücken „monosporer, disporer, mictosporer und polysporer Typus. Ich kann den Ausdruck monosporer Typus nur dann gerechtfertigt finden, wenn wirklich der eine Spore tragende Bezirk ein selbständiges Tier gewesen ist, und nicht, wie es bei *Chloromyxum leydigi* besonders in *Scyllium stellare* ist, diese Bezirke einfach Teile eines alten Tieres gewesen sind, die vor und während der Sporenbildung zerfallen. So wird es aber auch vielleicht bei *Myxidium bergense* sein. Mir scheint nur wichtig, daß sich die Spore unabhängig und allein in der Sporenanlage entwickelt. Zwei Sporen entstehen stets zusammen in der Sporenanlage bei *Myxobolus, Henne-*

guya. Wie viele der einzeln entstehenden Sporen im ganzen Organismus gebildet werden — eine bei *Coccomyxa*, zwei bei *Leptotheka*, *Ceratomyxa*, viele bei *Myxidium*, *Chloromyxum* — ist von sekundärer Bedeutung. Die Stellung von *Coccomyxa* im System ist fraglich, der monospore Typus bei *Myxidium bergense* (AUERBACH), *Chloromyxum leydigi* (GURLEY, ERDMANN) ist meiner Auffassung nach eine Variation des mictosporen Typus, die an der Art der Sporenentstehung nichts ändert. Dagegen scheint bei *Myxidium* spec. AWERINZEW (vgl. Textfig. I, p. 305) eine einzige Spore aus einem Tier sich zu bilden, hier ist auch die Art der Sporenbildung von der der von AUERBACH beschriebenen verschieden, keine Hetero- oder Isogamie, sondern eine echte Autogamie liegt vor. Sicher ist dies eine Rückbildungserscheinung.

Chloromyxum leydigi aus *Torpedo marmorata* hatte häufig Sporen, welche zu acht rosettenförmig gelagert sind, die Polkapseln sind oft mit ihrem spitzen Ende nach innen gerichtet. Taf. 18, Fig. 21 stellt einen Ausschnitt aus einer Rosette dar. *Chloromyxum leydigi* aus *Scyllium stellare* hatte sehr häufig nur eine Spore, ebenso wie das *Chloromyxum* aus *Raja batis.* TYZZER beschreibt auch eine haufenförmige Anordnung zu acht bei der von ihm untersuchten Myxosporidie; die paarweise Entstehung von Sporen, wie sie meistens bei den Myxoboliden und Sphaeromyxiden beobachtet ist, ist hier nicht die Regel. Eine größere Selbständigkeit der einzelnen Sporen ist schon deshalb gegeben, weil jede Spore ihre eigene Hülle hat. Die gemeinsame Hülle zweier Sporen fehlt.

Chloromyxum truttae, *Chloromyxum cristatum*, *Chloromyxum dubium*, *Chloromyxum fluviatile* zeichnen sich durch den Besitz großer Schalenzellen der Spore aus. Auch *Chloromyxum leydigi* hat breite Schalenzellen, die aber gänzlich im Laufe der Fertigstellung umgewandelt werden (Taf. 20, Fig. 66).

Gleich große Polkapseln haben:

Chloromyxum leydigi
„ *caudatum*
„ *dubium*
„ *truttae*
„ *mucronatum*
„ *diploxis*
„ *quadratum*
„ *fluviatile*
„ *protei.*

Chloromyxum cristatum aber hat ungleich große Polkapseln.

JOSEPH 1906 gibt an, daß er Tiere mit großen und kleinen Sporen gefunden hat, eine Beobachtung, die aber nur bei *Chloromyxum protei* gemacht worden ist. Ein Übergang in der Größe ist nicht von ihm beschrieben worden. Ich selbst kann folgende Angaben machen.

Am kleinsten waren die Sporen von *Chloromyxum* in *Raja batis*, etwas größer in *Scyllium stellare*, stets am größten in *Torpedo marmorata* oder *Torpedo ocellata*. Aus letzterem gebe ich folgende Maße:

Länge der Spore	6—9 μ
Breite der Spore	5 „
Länge der Polkapsel	3 „
Breite der Polkapsel .	2 „

Taf. 17, Fig. 1 gibt einen Schnitt durch eine Spore. Die Spore ist aber noch nicht fertig ausgebildet, da die Polkapseln verhältnismäßig klein sind. In dieser Spore finden sich 2 Gametenkerne, 3 Polkapseln (eine ist durch den Schnitt nicht getroffen) und 2 Polkapselkerne. Die Hülle zeigt nach Heidenhain-Färbung sehr stark chromatische Einschlüsse, die sich auch bei Giemsafärbung blauschwarz tönen. Je älter nun die Spore wird, je stärker ist die Hülle mit chromatischen Elementen imprägniert, so daß schließlich, wenn die Spore den Mutterboden verläßt, sehr häufig nach Heidenhain oder nach Giemsafärbung die ganze Spore sich stark schwarz oder stark blauschwarz tönt. Figur 2 auf Taf. 17 zeigt eine ältere Spore, die noch in dem sie umgebenden Plasma liegt. Sie ist stark an ihrem Vorderende gezähnt, hat eine kleine schauzenartige Spitze, hinten aber einen deutlich ausgeprägten Schwanzanhang. Jüngere Sporen zeigen den Schwanzanhang nur aus zwei plasmatischen Fortsätzen bestehend. Der Schwanzanhang, der für die Gattung „*Chloromyxum*“ so charakteristisch ist, entsteht durch Teilung dieser beiden auf Taf. 17, Fig. 3, abgebildeten plasmatischen Elemente. Taf. 17, Fig. 4 zeigt eine leere Sporenschale. Das junge Tier hat sich aus der Spore zum Teil frei gemacht. Ganz ist die Sporenschale noch nicht gesprengt. Bei dieser alten Schale läßt sich von einer Zähnelung nichts erkennen. Dagegen hat ERDMANN 1911 bei Lebenduntersuchungen gefunden, daß die Myxosporidie die Sporenschale dort verläßt, wo sich die Zähnelung befindet (ERDMANN, Taf. I, Fig. 9, 1911).

Besonders stark kann die Zähnelung bei dem *Chloromyxum* aus *Scyllium stellare* sein, das fast immer nur eine Spore in einem Gewebebezirk bildet. (Länge der Spore 8–9 μ, Breite 6 μ, Länge der Polkapsel 2 μ, Breite der Polkapsel 1 μ). Das mehr birnförmige

Chloromyxum aus *Raja batis*, meistens ohne Schnauze, ist kleiner. (Länge der Spore 7—8 μ, Breite 5 μ, Länge der Polkapsel 2 μ, Breite 1 μ).

Die Bildung der Polkapseln geht wie bekannt von den vier sog. Polkapselkernen aus. In dem Sechszellenstadium (Taf. 20, Fig. 54, 55, 56) unterscheiden sich diese nicht von den anderen Zellen der Sporenanlage. Sowie aber zwei dieser sechs Zellen zu der Bildung von Hüllzellen ausgesondert sind, erfolgt eine weitere Teilung einer Zellgruppe, deren Kerne jetzt kleiner als die in der Sporenanlage liegenden erscheinen. Diese vier Kerne verändern sich, wie schon Awerinzew beschrieben, unter auffallenden Erscheinungen.

Sie werden sanduhrförmig eingeschnürt, das Chromatin bleibt aber in dem unteren Teil der Hantel; die Verbindung mit dem Kern wird dünner, bis sie scheinbar getrennt ist. Auf Schnitten sieht dieser Teil des Polkapselkernes (Taf. 20, Fig. 64) dann wie eine Vakuole aus, in der eine — nach der Färbung zu urteilen — plastinähnliche Substanz liegt. Sie erscheint fast homogen. Inzwischen hat sich aber der Kern mit Glykogen gefüllt und um ihn herum liegen im Plasma Glykogenkügelchen. Die Farbe der Polkapselkerne unterscheidet sich schon bei jeder Färbung durch ihre stärkere Tönung von der Färbung der Gametenkerne. Mit spezifischen Glykogenfärbungen aber zeigt der Kern die verlangte Reaktion; diese Konzentration des Glykogens im Kern geht zu gleicher Zeit mit der Umbildung der Hülle der Sporenanlage vor sich, die auch stark glykogenhaltig wird. Auf Schnitten erscheint der obere Teil des Polkapselkernes in Scheiben zu zerfallen, die parallel mit dem breiten Durchmesser der Spore laufen. Die Form dieses oberen Teils streckt sich und drängt den ursprünglichen Kern tiefer in die Zelle hinein. Jetzt strömen in den unteren Teil der früheren Kernhälfte Glykogenkügelchen, sie schwellen diese stark an. Die flaschenförmige Polkapsel ist entstanden. Die Kügelchen reihen sich an den Wänden der Kapsel zwischen den Scheiben von Plastin auf (Taf. 18, Fig. 23, 24). Die Schale der Kapsel selbst wird stärker und undurchsichtiger. Der Kern der Polkapselzelle wird blasser, das Plasma an Inhaltskörpern leerer. Schließlich kann der Kern fast ganz verschwinden. Die vier Polkapseln füllen jetzt ihre Mutterzelle aus, die Plastinscheiben werden zu Plastinringen, die durch Glykogen verbunden sind. Der Polfaden ist entstanden. Ausgestreckte Polfäden von Chloromyxensporen sind kaum an Präparaten beobachtet. Thélohan (Taf. IX, Fig. 100c) bildet die

Polfäden einer frischen Spore von *Chloromyxum quadratum* ab, ERDMANN *Chloromyxum leydigi* mit kurzen Polfäden. AUERBACH ist es nicht gelungen, bei *Chloromyxum dubium* sie zu zeigen. LEBZELTER erwähnt sie nicht bei *Chloromyxum thymalli*. Durch eine von mir ausgeprobte Methode der Fixierung (100 Proz. Alkohol bis auf 40 Grad erhitzt) gelingt es leicht, die Polfäden zum Austreten zu bringen und zu fixieren. Glykogenfärbung nach Fixierung zeigt, daß der Polfaden aus Glykogen und einer plastinähnlichen Substanz zusammengesetzt ist (Taf. 14, Fig. 27). Oft sind vier, oft nur drei Polfäden ausgestreckt. Ihre Länge kann 20—30 μ betragen. Ich muß KUDO (1912/13, p. 368—311) darin beistimmen, daß nur an dem gefärbten Präparat die Länge der Polfäden genau zu bestimmen ist, aber die von ihm angewandten Methoden haben bei meinem Objekt keinen Erfolg. Er gibt aber nicht an, aus welchen Substanzen der Polfaden von *Nosema bombycis*, einer Microsporidie, zusammengesetzt ist. Jedenfalls arbeitet meine Methode für Myxosporidien feiner und ist vielleicht auch auf Microsporidien übertragbar. Die Entstehung der Polkapseln bei Myxosporidien ist von AWERINZEW (p. 98—102, 1909) ausführlich besprochen, er stellt auch die wenigen Angaben zusammen, die in der Literatur über dieses Gebiet zu finden waren (BÜTSCHLI, THÉLOHAN, DOFLEIN, SCHRÖDER). Meine Darstellung weicht in manchen Punkten von der seinigen ab. Nach ihm, wie nach KEYSSELITZ (p. 262) treten in der Polkapselzelle selbst eine oder mehr Vakuolen auf, die sich zur Polkapsel umbilden, während ich die auftretende Vakuolen als einen Teil des Kernes selbst betrachte. Die Anlage des Fadens — nach AWERINZEW's modifizierter Angabe 1909 — ist mir nicht klar geworden (p. 100—101). Dagegen kann ich die Umwandlung des Chromatins und des Plasmas in eine stark färbbare Substanz, nach meinen Befunden, Glykogen, bestätigen (S. 79). Die Einwanderung von Glykogen, glaube ich, stellt die von THÉLOHAN erwähnte Polkapselknospe plasmatischer Natur dar. AWERINZEW glaubt, daß die Bildung der Polfäden mit der Entstehung der Nesselorgane bei Cölenteraten nach IWANTZOFF 1887 übereinstimmt. Da ich diese Frage bei Myxosporidien für noch nicht geklärt halte, so verzichte ich auf etwaige Vergleiche. Ich weise aber darauf hin, daß Taf. VIII, Fig. 11 AWERINZEW nicht den Anfang der Fadenbildung, die sog. Einstülpung von außen darstellen kann, da, wenn die Polkapsel sich aus der runden Form in die Birnform gestreckt hat, der Faden schon angelegt ist. Ich glaube nicht, daß sich dies bei den Formen *Ceratomyxa drepanopsettae* und *Chloromyxum leydigi* unterscheiden wird, da so viele Ähnlich-

keiten vorhanden sind. Figuren, wie AWERINZEW Taf. VIII, Fig. 8, als Kerne einer Zelle der Polkapseln mit einer Vakuole, welche die Kapsel bildet, von ihm bezeichnet, habe ich oft beobachtet. Ihr Kern und ihre Vakuole waren manchmal verbunden (Taf. 20, Fig. 64). Die Zeichnung AWERINZEW's Fig. 10, stellt nach meiner Deutung den Plastinkörper dar.

Die Speziesbestimmung ist, da der Bau der Spore als Merkmal diente, nur nach diesen an sich charakteristischen Gebilden erfolgt. Leider konnten die vegetativen Formen oder die Art, wie die Sporenbildung erfolgt, da sie ja noch nicht genügend erforscht sind, nicht mit zur Bestimmung herangezogen werden.

In der Einleitung dieser Arbeit (S. 277) habe ich den Formenkreis der Gattung *Chloromyxum* aufgezählt, doch engt sich bei genauer Beobachtung die Zahl der beschriebenen Spezies noch weiter ein. *Chloromyxum leydigi* MINGAZZINI und *Chloromyxum incisum* GURLEY sind identisch. Vielleicht ist die von LÉGER beschriebene Form *Chloromyxum truttae* mit dem von THÉLOHAN beschriebenen *Chloromyxum fluviatile* gleich. *Chloromyxum leydigi* MINGAZZINI und *Chloromyxum incisum* GURLEY sind schon von THÉLOHAN nicht als zwei verschiedene Spezies aufgefaßt worden. *Chloromyxum incisum* soll sich nach der Beschreibung von GURLEY in folgenden Punkten von *Chloromyxum leydigi* unterscheiden. GURLEY sagt, *Chloromyxum incisum* aus *Raja batis* sei stark keilförmig, der hintere Rand sternartig eingeschnitten. Ich kann nur folgendes feststellen. *Chloromyxum* aus *Raja batis* unterscheidet sich von den Chloromyxen, die sich gewöhnlich in den von mir untersuchten Torpedo- und Scyllium-Spezies befanden, durch folgende Merkmale: Die vordere Seite der Spore ist nicht in einen schnauzenartigen Fortsatz ausgezogen, den ich sehr häufig bei *Chloromyxum leydigi* gefunden habe, und den ich auf Taf. I meiner Arbeit 1911, Fig. 6 und 7 dargestellt habe. Schwanzanhänge sind bei beiden Formen vorhanden, der Rand der beiden Formen ist nach meiner Meinung sowohl bei *Chloromyxum leydigi* als auch bei *Chloromyxum incisum* stark gezähnt (siehe ERDMANN 1911, Taf. I, Fig. 8 und hier Taf. 17, Fig. 2). Es ist nun in der Tat mit THÉLOHAN zu sagen (THÉLOHAN 1895, p. 346), daß es sich um individuelle Verschiedenheiten zwischen den Sporen der beiden Spezies, *Chloromyxum incisum* GURLEY und *Chloromyxum leydigi* MING. handelt, deren Aufstellung nur durch die stärkere Entwicklung von Kerben begründet ist. THÉLOHAN scheint diese Aufstellung aber nicht genügend begründet. Auch ich möchte mich diesem Ausspruch THÉLOHAN's an-

schließen, obgleich ich nicht bei allen Sporen, die auch von THÉLOHAN 1892 und DOFLEIN 1898 abgebildeten Schnauzenfortsätze gesehen habe. Die Zähnelung kann bei Sporen desselben Tieres verschieden stark sein, und die Streifung bei den Sporenschalen kann in der Stärke ihrer Ausbildung variieren. Ich habe stets gefunden und es auch schon früher betont, daß die Streifung bei den Sporenschalen erst dann stärker auftritt, nachdem die Spore anfängt auszutrocknen (1911 p. 153); auch die Länge der Schnauze kann variieren.

Der Wohnsitz der meisten Chloromyxiden ist die Gallenblase ihres Wirtes, der gewöhnlich zu den Fischen gehört. Dagegen schmarotzt *Chloromyxum cristatum* in der Gallenblase von *Triton cristatus.* Abweichende Wohnsitze haben folgende Chloromyxiden. Die von TYZZER 1900 beschriebene Chloromyxidie, ohne feststehenden Speziesnamen, hat ihren Sitz in der Muskulatur des Herings, der Brasse und anderer Teleostier. Ebenso verhält sich *Chloromyxum quadratum*, das *Sygnathus*, *Coris* und andere Teleostier bewohnt. Ganz abweichend verhalten sich folgende Formen. *Chloromyxum protei* wohnt in der Niere des Olms, *Chloromyxum diploxis* in der Abdominalhöhle von *Tortrix viridana.* Die Spezies hat aber eine außergewöhnliche Orientierung der Polkapseln; die vier Polkapseln sind je zu zwei an dem vorderen und hinteren Ende der Spore angeordnet. Es müßte daher eigentlich eine eigene Unterfamilie eingerichtet werden, vorausgesetzt, daß *Chloromyxum diploxis* eine wirkliche Myxosporidie ist.

Schluß.

Die Lebensgeschichte von *Chloromyxum leydigi* zeigt einige interessante Momente. Die junge einkernige Chloromyxidie ist aus einer Anlage entstanden, die zwei Zellen und zwei Kerne in der Sporenhülle hatte. Das vielkernige, vegetative Tier bildete sich aus einem einkernigen. Das vegetative *Chloromyxum* konnte durch Knospung, Teilung, Abschnürung von Teilstücken sich vermehren, nachdem die jungen Formen wahrscheinlich ein Schizontenstadium im Epithel der Gallenblase durchgemacht haben.

Das vegetative Tier bildete in bestimmten Bezirken — das war für das Verständnis dieser Vorgänge wichtig — die vegetativen Kerne in generative um, ein Vorgang, der bei anderen mictosporen



Myxosporidien nicht so deutlich werden konnte, weil hier diese Veränderung überall im Gewebe stattfinden kann.

Diese Inseln — die Stätten der sog. Propagationszellenbildung und ihrer Teilprodukte — haben zuerst sehr kleine Kerne, die dann heranwachsen und später zur Bildung der Gametocyte — der Spore — schreiten. Die Gametocyte enthält zwei Gameten, nach deren Vereinigung — also Befruchtung — die Entwicklung des jungen Tieres beginnt. Ohne weiteres drängt sich der Vergleich mit der typischen Metazoenentwicklung auf.

Das aus der Spore ausschlüpfende Tier ist dem befruchteten Ei analog; durch viele Kernteilungen, ohne Zellteilungen, wächst das Tier heran, in bestimmten Bezirken, die man Keimbezirke nennen könnte, findet ein Vermehrungs- und Wachstumsstadium der späteren Gametocyten statt. Hierauf bilden sich die Fortpflanzungsprodukte, die jungen Gameten aus, die den Mutterorganismus verlassen und nach der Copulation, dem Einkernigwerden des aus der zweikernigen Spore ausgeschlüpften Tieres, das junge Tier entstehen lassen. Und doch ist die mictospore Myxosporidie ein echtes Protozoon, da jeder Kern allein diese Vorgänge auslösen kann. Das zeigt der monospore Typus der mictosporen Myxosporidien, bei dem eine Spore an irgendeiner Stelle des Gewebes entstehen kann. Ich teile also nicht die Meinung Ikeda's, der die Myxosporidien nicht zu den Protozoen rechnen will (1912, p. 266), sondern halte sie für viele potentiell einkernige Tiere, die aus physiologischen Gründen ein Syncytium bilden.

Es entsteht aus dem vegetativen Kern sofort ein generativer durch eine Teilung. Awerinzew hat dies für *Myxidium* spec. und für *Ceratomyxa drepanopsettae* gezeigt, Lo Giudice für *Myxobolus ellipsoides*. Die Beziehungen zu den Actinomyxidien (Caullery und Mesnil, Ikeda) sprechen für meine Auffassung.

Freilich ist die Differenzierung von Hüllzellen und Polkapselzellen eine Erscheinung, die keine Analogie bei den Protozoen hat. Dies müßte im System der Protozoen zum Ausdruck gebracht werden, wenn die Geschichte der Cnidosporidien weiter erforscht ist.

Literaturverzeichnis.

AUERBACH, M. (1910): Die Cnidosporidien. p. 1—261. Verlag von Werner Klinkhart, Leipzig 1910.

— (1910): Zwei neue Cnidosporidien aus cyprinoiden Fischen. Zool. Anz. Bd. 36 p. 440—441, 1910.

— (1911): Untersuchungen über Henneguya psorospermica THÉL. Verh. nat. Ver. Karlsruhe Bd. 24 p. 1—25, 1911.

— (1911): Unsere heutigen Kenntnisse über die geographische Verbreitung der Myxosporidien. Zool. Jahrb. Bd. 30 (Syst.) p. 471—494, 1911.

— (1912): Bemerkungen über den Infektionsmodus der Seefische mit Myxosporidien. Zool. Anz. Bd. 39 p. 617—23, 1912.

— (1912): Studien über die Myxosporidien der norwegischen Seefische und ihre Verbreitung. Zool. Jahrb. Bd. 34 (Abt. Syst.) p. 1—47, 1912.

— (1912): Die Sporenbildung der Myxosporidien. Zool. Anz. Bd. 40 p. 204—207, 1912.

AWERINZEW, S. (1909): Studien über parasitische Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 14.

— (1909): Über die Stellung im System und die Klassifizierung der Protozoen. Biol. Centralbl. Bd. 50 p. 465 - 475, 1910.

— (1911): Studien über parasitische Protozoen. VII. Über Sporenbildung bei Myxidium spec. aus der Gallenblase von Cottus scorpius. Arch. f. Protistenk. Bd. 23 p. 199—204, 1911.

BENDA, E. (1900): Eine makro- und mikrochemische Reaktion auf Fettgewebsnekrose. Vischows Arch. f. path. Anat. u. Phys. u. f. klin. Med. Bd. 161 p. 194 —198, 1900.

BOSANQUET, C. W. (1910): Brief notes on two Myxosporidian organisms. Zool. Anz. Bd. 35 p. 434—438, 1910.

CHATTON (1911): Sur une cnidosporidie sans cnidoblaste. Paramyxa paradoxa. C. R. des Séances de l'Acad. d. Sc. Paris T. VI 4, 1911.

CIOCCIO, C. (1910): Beiträge zur pathol. Anatomie und zur Mikrobiologie der Masern. Vischows Arch. f. path. Anat. und Phys. und f. klin. Med. Bd. 199 p. 381—400, 1910.

DOFLEIN, F. (1898): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen III. Über Myxosporidien. Zoolog. Jahrb. Anat. Abt. Bd. 11.

EISENBERG, TH. (1908/09): Fetteinschlüsse bei Bakterien. Farbchemische Untersuchungen. Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitol. Bd. 48 p. 253—274, 1908/09.

EMERY, E. (1909): I missosporidi sono Protozoi. Mon. Zool. Ital. Anno 20, p. 247—249, 1909.

ERDMANN, RH. (1911): Zur Lebensgeschichte von Chloromyxum leydigi, einer mictosporeen Myxosporidie (Teil I). Arch. f. Protistenk. Vol. 24 p. 149—162, 1911.

FANTHAM H. B. and PORTER A. (1912): Some Effects of the Occurence of Myxosporidia in the Gall Bladder of Fishes. Ann. trop. Med. et Parasit. Vol. 6 p. 163—195, 1912.

FAURÉ-FREMIET E., MAYER A. et SCHAEFFER, G. (1912): Sur la microchemie des corps gras Arch. Anat. microsc. Paris T. 12 p. 19—103. 1912.

FÜHNER, H. (1908): Über eine Speiseflüssigkeit für Selachierherzen. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 8 p. 419—492, 1908.

Fujita, T. (1912): Notes on New Sporozoan Parasites of Fishes. Zool. Anz. Bd. 39 p. 259—262, 1912.

Georgevitch, I. (1915): Étude du Cycle évolutif chez les Myxosporodies. Arch. Zool. exp. et gen. Vol. 54, 1915.

Hartmann, M. (1909): Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 p. 261—334, 1909.

Lo Giudice, P. (1912): Studi sui Cnidosporidi. Mattei Sperone e. C. Editar., Pavia p. 1—79, 1912.

Ikeda, I. (1912): Studies on some Sporozoan Parasites of Sipunculoids. Arch. f. Protistenk. Bd. 24 p. 240—272, 1912.

Kemnitz v. G. (1912): Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellforschung Bd. 7.

Keysselitz (1908): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

Kudo, R. (1912/13): Eine neue Methode die Sporen von Nosema bombycis Nägeli mit ihren ausgestreckten Polfäden dauerhaft zu konservieren, präparieren und ihre Länge zu bestimmen. Zool. Anz. Bd. 41 p. 368—371, 1912—13.

Lebzelter, V. (1912): Über Protozoen aus der Gallenblase von Thymallus thymallus L. Zool. Anz. Bd. 40 p. 295—297, 1912.

Mercier (1909): Contributions à l'étude sexualité chez les Myxosporidies. Mém. Ac. Sci. Belgique Vol. 2 Cl. Sci. (II).

Parisi, B. (1910): Sphaerospora caudata n. spec. Zool. Anz. Bd. 36 p. 253—254, 1910.

— (1912): Primo contributo alla distribuzione geografica dei Missosporidi in Italia. Atti Soc. Ital. Sc. Nat. Vol. 9 p. 283—297, 1912.

— (1913): Sulla Sphaerospora caudata Parisi. Estratto dagli Atti della Soc. It. d. Sc. Nat. Vol. 51 p. 1—11, 1913.

Schiwago, P. (1911): Der heutige Stand der Frage über die geschlechtlichen Vorgänge bei den Myxo- und Microsporidien. Biol. Zeitschr. Moskau Bd. 2 p. 1—23, 1911.

Schuberg, A. 1910: Über Microsporidien aus dem Hoden der Barbe und durch sie verursachte Hypertrophie der Kerne. Abt. k. Gesundheitsamt Bd. 33, 1910.

Schubotz, K. (1905): Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 1—46, 1905.

Stempell, W. (1910): Zur Morphologie der Microsporidien. Zool. Anz. Bd. 35 p. 802—807, 1910.

Surbeck, G. (1911): Eine große Sporencyste von Henneguya Zschokkei. Schweiz. Fisch.-Ztg. p. 163—165, 19. Jahrg.

Wegener, G. (1910): Die Ektoparasiten der Fische Ostpreußens. Dissertation Königsberg 1910.

Weissenberg, R. (1913): Beiträge zur Kenntnis des Zeugungskreises der Microsporidien Glugea anomala Moniez und hertwigi Weißenberg. Arch. f. mikros. Anat., Abt. 2, Bd. 82 p. 81—163, 1913.

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates entworfen, auf der Höhe des Objektisches eines Zeiss'schen Mikroskops (Stativ A). Hom. Imm. 2 mm Obj. Komp Ok 12 gezeichnet. Vergrößerung ungefähr 1900fach, wenn nichts anderes bemerkt. Totalpräparate, wenn nicht anders bemerkt.

Tafel 17.

Fig. 1. Reife Spore. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Giemsa.

Fig. 2. Spore mit Schwanzanhang. Schaudinn, Sublimat, Heidenhain.

Fig. 3. Schwanzanhang. Schaudinn, Sublimat, Heidenhain.

Fig. 4. Auskriechen des *Chloromyxum*. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 5, 6, 7. Junge Chloromyxen. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 8, 9. Knospen. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 9a. Vegetative Kernteilung. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain. Vergr. 2250 fach.

Fig. 10. Dreikernige Chloromyxidie. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 11. Teil eines vegetativen *Chloromyxum*. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 12. Teilung eines jungen *Chloromyxum*. Schaudinn, Sublimat-Alkohol. Heidenhain.

Fig. 13. Schizontenstadium in der Gallenblasenwand. Schnitt, Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain. Vergr. 2600 fach.

Fig. 14. Traubige Form eines vegetativen *Chloromyxum*. Die gezeichneten Granulationen sind Niederschläge der Gallenflüssigkeit, Schnitt, Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Delafield.

Tafel 18.

Fig. 15. Übersichtsbild eines lebenden Tieres nach Erdmann.

Fig. 16. Übersichtsbild eines lebenden Tieres nach Doflein.

Fig. 17. Teil eines lebenden Tieres nach Thélohan.

Fig. 18. Darstellung der Reservekörper mit Best'scher Glykogenfärbung. Fixierung 100% Alkohol. (Kerne blau).

Fig. 19. Darstellung der Reservekörper nach der von Kemnitz kombinierten Methode zur Fett- und Glykogendarstellung.

Fig. 20. Darstellung der Reservekörper nach Fixierung mit Schaudinn'schem Sublimat-Alkohol und Färbung nach Best (Kerne blau). Vergr. 1000 fach.

Fig. 21. Darstellung der Sporenhüllen mit Lubarsch'scher Glykogenfärbung. Fixierung 100% Alkohol. Vergr. 1000 fach.

Fig. 22. Darstellung der Farbträger. 100% Alkohol. Methylenblaufärbung. Vergr. 1000 fach.

Fig. 23, 24. Sporen Lubarsch'scher Glykogenfärbung. Vergr. 2600 fach.

Fig. 25, 26. Darstellung der Reservekörper nach Lubarsch in vegetativen Tieren. Fixierung Fig. 25 Cannoy. Fig. 26 Schaudinn'scher Sublimat-Alkohol.

Fig. 27. Spore mit drei ausgestreckten Polfäden. Färbung nach Lubarsch. Vergr. 2600 fach.



Fig. 28. Vegetativer Körper, sich aus dem zerfallenen Tier ablösend. Schaudinn, Sublimat-Alkohol kalt, Giemsa.

Fig. 29. Vegetativer Körper, sich aus dem zerfallenden Gewebe abhebend.

Tafel 19.

Fig. 30. Teil eines vegetativen Tieres während der Umwandlung der vegetativen Kerne in generative. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 31. a. b. c. d. Ausbildung der Dreierzellen. a. und b. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain. c. und d. Schaudinn, Sublimat-Alkohol kalt, Giemsa.

Fig. 32. a. b. c. Inseln mit gleich großen Kernen. Schaudinn, Sublimat-Alkohol kalt, Giemsa. b. und c. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 33. a. und b. Inseln mit gleich großen Kernen. Schaudinn, Sublimat-Alkohol Giemsa.

Fig. 34. Insel mit ungleich großen Kernen. Schaudinn, Sublimat-Alkohol kalt, Giemsa.

Fig. 35, 36. Zerfallendes Muttergewebe mit Inseln. In Fig. 36 ist ein degenerierender vegetativer und ein generativer Kern dargestellt. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, kalt Giemsa.

Fig. 37. Junge Chloromyxen in einer Hülle. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 38. Knospung bei einem älteren Tier. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 39. Knospung und Pseudopodienbildung. Flemming, Heidenhain.

Tafel 20.

Fig. 40. Zwei ausgewachsene Gametocyten. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Delafield.

Fig. 41.	Eine sich teilende Gametocyte	Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Delafield. Vergr. 2250 fach.
Fig. 42.	" " " "	
Fig. 43.	" " " "	
Fig. 44.	" " " "	

Fig. 45. Gametocyte mit fertiger Zellteilung. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Giemsa.

Fig. 46. Gametocyte mit fertiger Zellteilung. Schaudinn, Sublimat Alkohol, Delafield.

Fig. 47—51. Bildung der Vierergruppe. Alle Figuren mit Ausnahme Fig. 50 Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain. Fig. 50. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Giemsa.

Fig. 52. Vierergruppe von oben. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Giemsa.

Fig. 53. Vierergruppe mit sich vergrößernden Schalenzellen. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Delafield. Vergr. 2600 fach.

Fig. 54. Vierergruppe nach fertiger Umlagerung der Schalenzellen. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Delafield.

Fig. 55. Teilung der Gametocyten (nur eine Schalenhülle sichtbar). Schnitt. Schaudinn, Sublimat-Alkohol. Delafield.

Fig. 56, 57. Sechszellenstadium. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Giemsa und Delafield.

Fig. 58. Achtzellenstadium. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Delafield.

Fig. 59—66. Hüllenbildung der Spore.

Fig. 59—63. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 64. Schnitt. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 65. Fast fertige Spore. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Heidenhain.

Fig. 66. Fertige Spore. Schaudinn, Sublimat-Alkohol, Delafield.

Fig. 67. Sporenbildung. Verteilung der Inseln an den Wänden in der Gallenblase. Vergr. 750fach.

Kleinere Mitteilungen.

Bemerkungen zu J. Schaxel's „Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen".[1])

Von
Max Hartmann.

Es erscheint in dieser Zeitschrift nicht angebracht, eine Besprechung des vollständigen Inhaltes des Werkes von J. Schaxel zu geben, das sich fast ausschließlich mit Problemen der Metazoen-Cytologie und -Entwicklung beschäftigt. Nur zwei Kapitel sind auch für den Protozoenforscher von Interesse: „Die Methodik der Cytomorphologie" und der Abschnitt „Die Energiden" im Kapitel „Die Zellentheorie". Nur von diesen beiden soll hier die Rede sein.

Die Ausführungen des Verfassers in dem 1. Kapitel, das sich damit beschäftigt, die Methoden der Cytomorphologie in ihrer Bedeutung und Tragweite für biologische Erkenntnisse einer kritischen Betrachtung zu unterziehen, können auch den Protistenforschern aufs angelegenste zur Kenntnisnahme empfohlen werden. Findet sich doch auch auf dem Gebiete der Protistenforschung vielfach eine völlig „naive" gedankenlose Betrachtungsweise, die die Ergebnisse einfach unter ältere überkommene Begriffe einreiht, ohne sich über die hypothetische Natur und den Erkenntniswert dieser Begriffe Rechenschaft zu geben, und sich dabei noch für besonders „exatk" hält. „Das führt", wie Schaxel richtig bemerkt, „zu der grotesken

[1]) Jena, G. Fischer 1915.

Sachlage, daß die „Exakten“ aus Furcht vor der „Spekulation“ in der Frohn von Philosophemen stehen, von deren Vorhandensein sie nichts wissen.“

An manchen Stellen hätte man allerdings den Ausführungen Schaxel's ein tieferes Eindringen und eine schärfere Formulierung gewünscht, so besonders bei Erörterung der „Beziehungen der Cytomorphologie zur Physiologie“ und der „Prinzipien der Cytomorphologie“. Manche unserer klassischen Cytologen haben zu diesen Fragen in gründlicherer Weise Stellung genommen, wenn auch nur in gelegentlichen Bemerkungen, nicht in systematischem Zusammenhang. Ich denke hier in erster Linie an Boveri. Er, wie viele andere Cytologen haben mit voller Bewußtheit durch ihre cytologischen Untersuchungen (auch wenn sie rein morphologisch betrieben, nicht mit dem Experiment verknüpft waren) physiologische Erkenntnisse erstrebt und erzielt oder zum mindesten vorbereitet, wobei sie die Leistungsfähigkeit wie die Grenzen der angewandten Forschungsmethoden klar eingeschätzt haben.

Bei Schaxel scheinen uns ferner einzelne Ausführungen nicht immer mit seinen so lobenswerten methodischen Bestrebungen im Einklang zu stehen. So überschreitet er z. B. die Grenzen der zulässigen Aussagen, wenn er kurzweg erklärt: „daß die Cytomorphologie keine die Vorgänge überdauernden Formbildungen, keine sog. konstanten Zellorganelle kennt.“ Lehren wie die von der „Ubiquität der Centrosomen“ oder von der „Kontinuität der Plastosomen“ könnten durch sie keine Stütze finden. Auch die „Individualität der Chromosomen“ behaupte mehr, als aus Präparaten ersehen werden kann. Abgesehen davon, daß uns die Theorie von der „Individualität der Chromosomen“ (richtig verstanden!) direkt bewiesen zu sein scheint — man vergleiche hierzu nur die Arbeit Boveri's von 1909 [1]) — so ist es doch gerade eine der wichtigsten Aufgaben der cytologischen Forschung, Hypothesen und Theorien, wie die genannten, auf ihren Wahrheitsgehalt durch weitere Untersuchungen zu prüfen. Mit einer kurzen ablehnenden Bemerkung sind sie nicht abzutun. Vielleicht aber wirken diese Urteile Schaxel's nur so kraß wegen ihrer kurzen aphoristischen Fassung.

Die kurze aphoristiche Darstellung ist wohl auch in dem 2. Kapitel „Die Energiden“, das uns hier näher interessiert, mit daran Schuld, daß Schaxel eine völlig mißverständliche Schilderung

---

[1]) Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalocephales* und die Theorie der Chromosomenindividualifät. Arch. f. Zellforschung Bd. 3 S. 181—268.



der Sachlage gibt, die eine Berichtigung verlangt. In diesem Kapitel bringt Schaxel zunächst nach einer sehr kurzen Darstellung des Begriffes „Energide“ resp. „polyenergiden Kernes“ oder „Polycaryons“ eine in ihrer Kürze mißverständliche Schilderung meines Versuches, den Polyernergiebegriff auf den Metazoenkern zu übertragen.

Hieran anschließend fährt er fort: „Da der Auffassung der Zellen als Elementarorganismen manche Schwierigkeiten entgegenstehen, glaubt Hartmann diese zu beseitigen, wenn man an Stelle der Zelle die Energide in dem hier gefaßten Sinne als elementare Lebenseinheit einsetzt. ‚Diese sich nur durch polare Zweiteilung vermehrenden Energiden, die als die Hauptbildner arttypischer Strukturen bei komplizierten Zellen (Flagellaten) erkannt sind, und auf deren Teilung und Funktion schon jetzt ein großer Teil morphogenetischer und physiologischer Prozesse sich zurückführen läßt, könnten eventuell geradezu als die eigentlichsten elementarsten Lebenseinheiten selbst betrachtet werden, durch deren Wirkung in einem atypischen kolloidalem Magma die typische organische Gestaltung hervorgebracht wird und somit das, was wir Leben nennen, zustande kommt‘ (Hartmann 1911 p. 49).“

„Von dieser etwas rasch gewagten, übrigens von ihrem Autor zurückhaltend als hypothetisch und „zunächst rein spekulativ“ bezeichneten Verbesserung der Zellenlehre wird man auch ohne weitere Ausführungen nicht ohne Bedenken Kenntnis nehmen, denn die Einführung von Polykaryen an Stelle der Metazoenkerne würde keine Vereinfachung, sondern eine erhebliche Komplikation aller Vorstellungen über die Zellvorgänge bedeuten“ (p. 292).

Diesen Ausführungen Schaxel's gegenüber, in denen meine Energidenlehre nur im Zusammenhang mit der Hypothese einer eventuell polyenergiden Natur des Metazoenkernes kritisiert wird, sei zunächst hervorgehoben, daß die Auffassung der Metazoenzelle als polyenergid mit polyenergidem Kern von mir nur als Anregung und Arbeitshypothese für weitere Untersuchungen ausgesprochen wurde, wie Schaxel selbst in dem 2. Absatz (allerdings wieder in völlig mißverständlichem Zusammenhang) erwähnt. Nachdem ich bei der Aufstellung des Begriffes „polyenergider Kern“ zunächst seine Übertragung auf den Metazoenkern selbst abgelehnt hatte (1909 p. 498 u. 499)[1], habe ich später (1911)[2] unter dem Einfluß vergleichend morphologischer Befunde, die Möglichkeit der Polyenergie des Metazoen-

[1]) Polyenergide Kerne usw. Biol. Centralbl. Bd. 29, 1909.
[2]) Die Konstitution der Protistenkerne. Jena, G. Fischer.

kernes für nicht unwahrscheinlich gehalten, sie aber als eine Hypothese bezeichnet, für die noch kein entwicklungsgeschichtlicher Beweis vorliege. Nur auf entwicklungsgeschichtlichem oder entwicklungsphysiologischem Wege könnte aber eine solche Auffassung bewiesen werden. Daß die einfach vergleichend morphologische Betrachtung in diesen cytologischen Fragen nichts beweisen kann, habe ich ja selbst in dem betreffenden Vortrag, wie in anderen Arbeiten, darzutun versucht (in diesem Urteil besteht also volle Übereinstimmung zwischen Schaxel und mir). Die Polyenergie verschiedener Protozoenzellen, resp. -Kerne ist dagegen keine Hypothese, sondern eine Tatsache, die ausschließlich auf genetischem Wege bewiesen ist. Die Energidenlehre (als Theorie) sowie die Kritik der Zellenlehre als elementare Organisationslehre, die Schaxel wörtlich nach mir zitiert (s. oben), beziehen sich in meinem Texte nur auf die Protozoen, nicht auf die Metazoenzelle, welch letzteres jeder Leser bei Schaxel annehmen wird. Nur für die Protozoenzelle habe ich, wie schon vor mir Sachs, Withman und Gurwitsch die Unmöglichkeit der Homologisierung verschiedener Zellarten, wie z. B. einer einkernigen (monoenergiden) Amöbe, einer polyenergiden Flagellate (z. B. *Trichonympha* oder *Callonympha*), eines komplizierten mehrkernigen Infusors oder eines hochorganisierten Radiolars (wie *Aulacantha* oder *Thallassicolla*) mit riesigem Polycaryon nachgewiesen, nur für sie gelten die Schwierigkeiten der Anwendbarkeit der Zellenlehre, nur für sie auch die Überwindung derselben durch Einführung des Energidenbegriffes im Anschluß an Sachs. Die Darstellung Schaxel's gibt somit trotz der Anführung wörtlicher Zitate ein völlig falsches Bild von der Sachlage.

Auch der von Schazel nach mir zitierte Ausdruck „zunächst rein spekulativ“ bezieht sich nicht, wie bei ihm zu lesen, auf meine Verbesserung der Zellenlehre (gemeint ist von Schaxel auch hierbei nur die Metazoenzelle), ja überhaupt nicht auf den morphogenetisch fundierten Energidenbegriff als solchen, sondern nur auf die im Anschluß an denselben von mir angedeutete Perspektive, von demselben aus zu einer Hypothese des Zellebens überhaupt zu gelangen, was natürlich nur rein spekulativ sein kann. Ich betone nochmals, der Kern der Energidenlehre der Protozoenzellen ist keine Spekulation und keine Hypothese, sondern ein theoretischer Begriff zur einheitlichen Erfassung einer Anzahl gesicherter cytologischer und entwicklungsgeschichtlicher Befunde. Hypothetisch wird die Theorie nur, wenn sie auf noch unsichere

weitere Gebiete ausgedehnt wird, wie die Metazoenkerne oder die sog. heterologen Energiden (extranucleäre Centrosome, Basalkörner usw.), für die keine oder noch angefochtene genetische Beweise vorliegen.

Bezüglich der Auffassung der Metazoenzelle als einwertiger Plastiden stimme ich Schaxel im Prinzip zu. Ich neige heute nach den inzwischen gemachten Erfahrungen über Chromosomen bei monoenergiden Protozoen und deren prinzipieller Übereinstimmung mit Metazoenchromosomen mehr dazu, die Metazoenkerne für einwertig, ihre polyenergide Natur für unwahrscheinlicher zu halten. Immerhin möchte ich der „rasch gewagten“ Bemerkung von Schaxel gegenüber, daß die Einführung von Polykaryen an Stelle der Metazoenkerne keine Vereinfachung, sondern eine erhebliche Komplikation aller Vorstellungen über die Zellvorgänge bedeute, nur entgegenhalten, daß z. B. die Individualität der Chromosomen, heute noch eine schlechthin unverständliche, außerordentliche Komplikation der Zelle, durch die Einführung von Polykaryen genetisch auf ein erheblich einfacheres Verhalten hätte zurückgeführt werden können, falls sich der Beweis erbringen ließe.

Wie gesagt, auf die ev. Polyenergie des Metazoenkernes lege ich heute noch weniger Wert als ich dies früher schon getan habe. Es kam mir vor allem nur darauf an, mich gegen die Art und Weise zu wenden, wie meine Worte in falschen Zusammenhang von Schaxel zitiert wurden und dadurch eine Auffassung der Protistenzelle resp. ein Begriff der Protistencytologie, die durch viele Tatsachen eingehend begründet und von verschiedener Seite bestätigt worden sind,[1]) in Mißkredit gebracht wird.

Gleichfalls irreführend sind auch Schaxel's kurze Bemerkungen über die Verschiedenheit des Energidenbegriffes von Sachs und mir. Ich habe mich ja gerade bemüht, den bei Sachs zu einseitig physiologisch (fast stoffwechselphysiologisch) gefaßten Begriff durch eine „die Ergebnisse der Experimente und Cytomorphologie berücksichtigende“ Formulierung im Sinne von Schaxel schärfer zu fassen.

---

[1]) So neuerdings für ein Coccid, *Orcheobius lacertae*, von Trinci 1916 (Arch. f. Protistenk. Bd. 36 S. 311); auch auf die große *Thalassicolla*-Arbeit von Huth 1913 (Arch. f. Protistenk. Bd. 30 S. 1—125, Taf. 1—20) sei noch besonders hingewiesen.

Kritische Bemerkungen zur 4. Auflage von Dofleın's Lehrbuch der Protozoenkunde.

Von

Dr. W. Nöller.

In 4. stark vermehrter Auflage tritt das Dofleın'sche Lehrbuch[1]) vor seine Leser, an Umfang, Text und Figuren gewachsen, in der bekannten Ausstattung des G. Fischer'schen Verlages. Überblicken wir die ersten Auflagen des Doflein, so zeigt sich, daß sie ihre Verbreitung hauptsächlich der ausführlichen Behandlung der parasitischen Formen und Krankheitserreger verdankten, jener Protozoen, deren Studium den Anlaß zur Entwicklung der modernen Protozoologie gab.

Hält nun die neue Auflage mit den Fortschritten der letzten vier Jahre gleichen Schritt? Das Vorwort, von Selbstbewußtsein des Verfassers getragen, betont, daß der Hauptwert auf geistige Durcharbeitung gelegt ist. Die Fortschritte, die die Protozoologie seit der 3. Auflage gemacht hat, sollen schon durch einen Blick auf das angewandte neue System kenntlich werden. (Meiner Ansicht nach kann aber kein neues System, das wie jedes System etwas subjektiv in die Natur Hineingetragenes ist, und mit der Zeit vergeht, einen Fortschritt beweisen, sondern nur die Fülle neuzutagegeförderten Beobachtungs- und Versuchsmaterials). Dann wird die Schaudinn'sche und Hartmann'sche Richtung in der Protozoologie

---

[1]) Doflein, F. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. Eine Darstellung der Naturgeschichte der Protozoen mit besonderer Berücksichtigung der parasitischen und pathogenen Formen. Vierte, stark vermehrte Auflage. Verlag G. Fischer, Jena.



als erledigt abgetan (im Vorwort!). Schaudinn war noch nicht ganz zu verwerfen, bei Hartmann und seiner Schule liegt die Sache noch schlimmer: sie stützen mit den Ergebnissen „weniger und schlechter Präparate“ (man erinnere sich, Hartmann schrieb das erste Praktikum der Protozoologie!) „hochflatternde Phantasien“. „Die meist mit überraschenden theoretischen Resultaten geringer und unkritischer Arbeit verbrämte Methode“ jener Leute war nach Doflein in der Protozoologie keine gute Zeit.

Diese Auslassungen verraten, daß der Verfasser die neuere Geschichte der Protozoologie sehr mangelhaft kennen muß; denn was er bekämpft, sind die Hartmann'schen Theorien, eine Fortbildung der Schaudinn'schen, die für die Entwicklung der modernen Protozoologie trotz ihrer in der Zeit ihrer Aufstellung begründeten Fehler unendlich großen Einfluß gewonnen haben, so z. B. Schaudinn's *Haemoproteus*-Irrtum, größeren Einfluß jedenfalls, als alle Doflein-schen Arbeiten und Auflagen zusammen genommen. Wer diese Periode als keine gute bezeichnet, muß offenbar den Reichtum des Tatsachenmaterials verkennen, das im Anschluß an diese Arbeitshypothesen, sei es für sie, sei es gegen sie, zu Tage gefördert worden ist; außerdem berücksichtigt Doflein nicht, daß gerade durch die Schaudinn-Hartmann'sche Schule die Methoden der neueren Protozoologie eingeführt und ausgebaut worden sind. Das war in den Jahren 1894—1910. Wenn Doflein heute erstklassige Präparate machen kann, so fixiert und färbt er meist nach den Schaudinn-Hartmann'schen Angaben. Es gab aber eine Zeit, als Doflein noch nicht über die angeblich mangelhafte Technik anderer Schulen rücksichtslos zu Gericht saß, und „vor allem die wichtigen Arbeiten Hartmann's und seiner Schüler ausgiebig berücksichtigte“. (3. Aufl. Vorwort).

Bei diesen der Schaudinn-Hartmann'schen Schule gewidmeten Unfreundlichkeiten, die sachlich nur teilweise berechtigt, in der Tonart für ein Lehrbuch neu sind, ist noch besonders auffällig, daß Doflein (— und zwar im Anschluß an die Binucleatenhypothese —) gleich ganz im allgemeinen Hartmann und seine Schule abtut. Gegen ein derartig summarisches Verfahren muß der schärfste Protest erhoben werden; denn es ist sachlich nicht zutreffend und erweckt bei dem nicht genau orientierten Leser völlig falsche Vorstellungen über die Leistungen und die Bedeutung der Schaudinn-Hartmann'schen Schule in der neueren Protozoenforschung. Ist doch Doflein selbst genötigt, an vielen Stellen seines Buches auch völlig zustimmend über Beobachtungen und Gedankengänge nicht nur

Schaudinn's, was ja selbstverständlich ist, sondern sogar Hartmann's und seiner Schüler zu berichten. Dabei wird allerdings häufig, z. B. bei der Schilderung der Entwicklung der Dysenterieamöbe zu erwähnen vergessen, daß seine Darstellung auf den Untersuchungen von Hartmann fußt, oder es wird gar, wie bei der Schilderung der Dauermodifikationen verschwiegen, daß die Aufklärung dieser wichtigen Erscheinungen von dem Hartmann-Schüler Jollos gegeben wurde, und sogar der von Jollos aufgestellte Begriff „Dauermodifikation" Baur zugeschrieben. Auf der anderen Seite teilen auch Schüler Hartmann's durchaus nicht alle dessen Anschauungen; — so lehne ich sowohl die Binucleaten im Sinne Hartmann's, wie auch manche theoretische Ansichten über das Befruchtungsproblem ab, rechne mich aber als Hartmann's Schüler zu seiner Schule. Da ich also gerade über die Binucleatenhypothese (den Ausgangspunkt der Kritik Doflein's) sachlich den Standpunkt von Doflein teile, dürfte ich um so eher zu einem objektiven Urteil über diese Fragen geeignet sein.

Diese das historische Urteil verwischende Darstellungsweise Doflein's bezieht sich aber nicht nur auf die Behandlung, die Schaudinn u. Hartmann bereits im Vorwort erfahren, sondern sie ist bezeichnend für das ganze Werk; so verfehlt er fast nie andere Autoren dort zu nennen, wo er glaubt, ihnen Fehler nachweisen zu können (mit den erwähnten Autoren teilen dies z. B. Prowazek, Weissenberg, Swarzewsky u. a.), während andere von Doflein übernommene Gedankengänge dieser oder anderer Forscher (z. B. Léger, Roubaud, Pascher usw.) ohne Autorenangabe dargestellt werden, so daß der nicht orientierte Leser zu einer ganz irrigen Anschauung über den Anteil von Doflein selbst an den Fortschritten der neueren Protistenkunde gelangen muß.

Bei dieser rücksichtlosen Kritik und Herabsetzung der Leistungen anderer, vor allem Schaudinn's, des Begründers der modernen Protozoologie, sowie Hartmann's und seiner Schule, hätte man erwarten sollen, daß sein geistig wohl durchgearbeitetes Werk wenigstens in sachlicher Hinsicht einigermaßen fehlerfrei sei und die wichtigsten Fortschritte der Protozoenforschung objektiv darstellte. Doch davon ist es weit entfernt, wie die folgende teilweise Besprechung des Inhaltes zeigen wird.

Zur Entschuldigung dieser Mängel wird allerdings schon im Vorwort darauf hingewiesen, daß nur die in Freiburg, der kleineren Stadt, erhältliche Literatur berücksichtigt werden konnte. Doch scheint mir der Hinweis auf die ungünstigen Protozoenliteraturver-

hältnisse ganz ungeeignet, derartige Mängel zu entschuldigen. Er muß im Gegenteil als recht verfehlt bezeichnet werden, weil Freiburg wegen der Nähe der Schweiz für Beschaffung und Einsicht der Auslandsliteratur ganz hervorragend geeignet liegt. Zudem handelt es sich, wie die folgende Besprechung ergibt, gerade bei den gröbsten Vernachlässigungen der neueren Literatur um Arbeiten, die bereits vor dem Kriege und zwar meist in allgemein verbreiteten deutschen Zeitschriften erschienen sind.

Der allgemeine Teil ist speziell bei dem Kapitel Fortpflanzung erweitert, verbessert und durch gute Abbildungen ergänzt. Eine wirkliche geistige Durchdringung, ja auch nur eine gewissenhafte Durcharbeitung der vorliegenden Literatur ist dennoch nicht gegeben. Einige herausgegriffene Beispiele mögen dies belegen. Zunächst fällt auf, daß noch immer die für Protozoenverhältnisse besonders unglückliche Trennung der Darstellung in Morphologie und Physiologie beibehalten ist, die einerseits zu vielen Wiederholungen führt, andrerseits für das Verständnis wichtige Zusammenhänge auseinanderreißt. Auch läßt das große Kapitel über die Fortpflanzung in den theoretischen Abschnitten eine systematische Disposition vielfach vermissen und bringt z. B. die multiple Kernteilung und die polyenergiden Kerne an ganz verschiedenen Stellen, was doch nicht von großer geistiger Durcharbeitung zeigt, zum mindesten in pädagogischer Hinsicht ebenso wie die Trennung von Morphologie und Physiologie ein Mißgriff ist. Doch das sind ja nur Schönheitsfehler, die die sachliche Darstellung nicht direkt berühren. In letzter Hinsicht finden sich aber noch erheblichere Mängel.

Zwar werden die Ansichten von HARTMANN über die Konstitution der Kerne (leider auseinandergerissen an 3 verschiedenen Stellen), wenn auch großenteils nicht zustimmend, was natürlich DOFLEIN's gutes Recht ist, so doch ziemlich ausführlich und sachlich wiedergegeben — jedenfalls viel objektiver und gerechter als nach dem vernichtenden Urteil über HARTMANN im Vorwort zu erwarten war. Aber es fehlt gerade der Hauptpunkt dieser Anschauungen, den HARTMANN immer wieder hervorgehoben hat, daß nämlich alle Protistenkerne stets 2 verschiedene Komponenten aufweisen, eine lokomotorische und eine generative, gleichgültig in welcher Form diese Komponenten im Ruhe- wie im sich teilenden Kern morphologisch angeordnet und ausgebildet sind.

Bei der Physiologie ist die morphologische Seite und die Reizphysiologie zu ungunsten der physikalisch-chemischen und Kolloid-Physiologie stark hervorgekehrt und breitgetreten.

Vermißt werden dort zum Beispiel die ganz grundlegenden Arbeiten von Koltzoff (1906—1911) über die Gestalt der Zelle, über die Physiologie der Myonembewegungen und die Phagocytose (1914). Manche Angaben der sog. Reizphysiologie haben ja durch die Koltzoff'schen Entdeckungen eine ganz andere, rein physikalisch-chemische kausale Erklärungsmöglichkeit erlangt.

Auch die wichtigen Experimente Sokolow's über die Gregarinenbewegung sucht man vergebens.

Im Kapitel Fortpflanzung werden S. 177 als Beispiele multipler Kernteilung noch die Teilung des Kernes von *Entamoeba coli* nach Schaudinn und die von *Myxobolus*- und *Glugea*-Arten nach Doflein erwähnt. Erstere ist durch Hartmann u. Whitmore (1912), letztere von sämtlichen Nachuntersuchern (speziell Reichenow) widerlegt worden.

S. 196 Fig. 204 figuriert *Chlorogonium euchlorum* als Beispiel von Anisogamie angeblich nach den Angaben von Stein (1878). Wie Doflein zu dieser Annahme kommt, ist völlig rätselhaft; denn schon von Stein ist die Befruchtung von *Chlorogonium* als Isogamie kleiner Gameten (Doflein's Microgameten) richtig beobachtet und beschrieben worden und in dieser Weise auch schon in dem klassischen Protozoenwerk von Bütschli abgehandelt; später wurde sie von Krassiltschik (1882), Francé (1897) und besonders in einer ausführlichen Monographie von Dangeard (1899) bestätigt. Die Macrogametenbildung Doflein's ist dagegen von allen Autoren als agame Vermehrung richtig erkannt und beschrieben worden. Sollte Doflein vielleicht gar den von Stein gebrauchten alten Ausdruck Macrogonidienbildung ohne weiteres mit Macrogametenbildung verwechselt haben? Um dieses Mißverständnis zu vermeiden, wäre nicht einmal ein genaueres Quellenstudium nötig gewesen, sondern nur eine genauere Durchsicht der Figurenerklärung von Stein.

S. 225/26 findet sich die auf Grund fortgeschrittener Untersuchungen längst aufgegebene Autogamie bei *Entamoeba coli* (1916) immer noch als einziges Beispiel beschrieben und sogar abgebildet.

Dort S. 225 schreibt Doflein, es gäbe außer *Actinosphaerium* keine einwandfreien Fälle von Autogamie bei Protozoen. Dem ist entgegenzuhalten, daß bei den Myxosporidien von den verschiedensten Autoren eine Autogamie übereinstimmend angegeben wird (Awerinzew, Schröder, Keysselitz, Auerbach, Erdmann), ebenso bei den Actinomyxidien (Caullery u. Mesnil, Ikeda) und den Haplosporidien (Swarzewski und Granata).

In dem Abschnitt über Entwicklung bei den Protozoen wird

S. 255 den geißeltragenden Stadien bei Rhizopoden und Sporozoen eine phylogenetische Bedeutung abgesprochen mit der Begründung: „Aber bewimperte Fortpflanzungsstadien sind ja auch bei Algen vorhanden“ usw. Man denke daran, daß die Botaniker schon lange mit großem Erfolg die Geißelstadien bei den Algen phylogenetisch verwertet haben und daß das ganze moderne System der Algen auf den Bau der Geißelstadien basiert ist (s. z. B. das bekannte Algenwerk von OLTMANNS (1904)). Doch hat DOFLEIN selber scheinbar diesen seinen Standpunkt im Allgemeinen Teil bei der Abfassung des Speziellen Teiles S. 658 wieder vergessen, wo er die Rhizopoden im Anschluß an die Entdeckungen und Ideen von PASCHER (1907 bis 1916), der aber dabei nicht erwähnt wird[1]), von Flagellaten ableitet. Er schreibt dort: „Tatsächlich dürfen wir solche (nämlich Anzeichen der Abstammung niedrig stehender Rhizopoden von Mastigophoren) in den geißeltragenden Zuständen und Stadien vieler Rhizopoden erkennen.“

S. 293 wird unter Vererbung bei Protozoen, wie schon erwähnt, der von JOLLOS aufgestellte Begriff der „Dauermodifikation“ BAUR zugeschrieben (S. 293 oben), obgleich BAUR in seiner 2. Auflage S. 61 erst von JOLLOS den Begriff annimmt und im Sinne von JOLLOS abhandelt (S. 62 u. 63); diese Flüchtigkeit deutet kaum auf sorgfältiges Quellenstudium hin.

Bei Infektionen der Protozoen (S. 343) steht die Angabe, bei den infizierten Kaulquappen finde sich beim Froschtrypanosoma

[1]) Es ist dies einer der krassen Fälle, die zeigen, wie flüchtig DOFLEIN über die Ergebnisse anderer Forscher hinweggeht. Er schreibt dort S. 658: „Meine eigenen neuen Forschungen und die Resultate einer Anzahl anderer Forscher brachten mir die Überzeugung, daß die Chrysomonadinen die niedersten uns bekannten Protozoen sind usw.“, und schildert weiterhin die Umwandlung solcher Flagellaten in rein rhizopodienartige Protisten und leitet so die Rhizopoden von Flagellaten ab. Demgegenüber sei darauf hingewiesen, daß PASCHER bereits seit nahezu 8 Jahren diesen Standpunkt vertreten, durch eine Reihe von Arbeiten 1907—1916 das wichtigste Beobachtungsmaterial dazu beigebracht und schließlich diese Ideen ausführlich begründet hatte (Arch. f. Protistenk. Bd. 36 S. 81 ff., Januar 1916), wobei er noch den gegenteiligen Standpunkt von DOFLEIN zu widerlegen genötigt war (l. c. S. 89). Von DOFLEIN dagegen liegt bisher nur eine kleine vorläufige Mitteilung aus dem Zool. Anzeiger vom Mai 1916 über diesen Gegenstand vor, in der noch das Verdienst und die Priorität PASCHER's anerkannt werden; hier im Lehrbuch vertritt DOFLEIN selber im Allgemeinen Teil S. 255 noch den gegenteiligen Standpunkt, und erst S. 658 im Speziellen Teil werden die PASCHER'schen Ideen ohne Namensnennung auf Grund „eigener neuer Forschungen und der Resultate einer Anzahl anderer Forscher“ als eigene neue Überzeugung vorgetragen.

eine intensive Uberschwemmung des Blutes mit kleinen Trypanosomen. Diese Angabe ist für die künstliche Infektion unrichtig, für die natürliche Infektion grundfalsch. Gerade das Gegenteil ist der Fall (Nöller 1913). Die Trypanosomen bleiben bei dem natürlich durch *Hemiclepsis*-Biß infizierten Kaulquappen meist so selten, daß ihr Nachweis häufig erst mit Dunkelfeld mit schwacher Vergrößerung möglich ist. Dabei ist es eine ganz allgemeine Tatsache, daß natürliche Infektionen durch Überträger fast immer außerordentlich viel leichter verlaufen als künstliche, mit durch häufige Tierpassagen hochgezüchteten, rapid sich teilenden Trypanosomenstämmen. Daß dort nach Doflein (S. 343) die in den Egeln vorkommenden Entwicklungsformen des Kaulquappentrypanosomas den Kulturformen des Froschtrypanosomas entsprechen sollen, ist eine falsche Angabe, die verrät, daß er weder die Entwicklungsformen im Egel je gesehen zu haben scheint noch die betreffende Arbeit von Nöller (1913) gründlich gelesen hat. Die metazyklischen Trypanosomen aus dem Egel sind nämlich von den Kulturformen grundverschieden und sind in Kulturen bisher auch noch nicht beschrieben worden.

Wenn Doflein Seite 363 von sich aus betont, daß die Protozoen lebende Wesen sind, was der Protozoologe nicht vergessen soll (schon 3. Auflage), so kommt dieser Hinweis von Doflein spät, nachdem Schaudinn von seinen ersten großen Arbeiten an, an vielen Stellen in geradezu klassischer Weise z. B. bei seiner Coccidien- und Plasmodium-Arbeit, immer wieder auf die Vorteile und Wichtigkeit der Lebendbeobachtung hingewiesen hat.

Ähnlich unzuverlässig ist auch die Bearbeitung des Speziellen Teiles, bei dem wir vor allem auf die parasitischen Protozoen etwas eingehen wollen, da dieser Teil die Grundlage des Buches bildete und wohl am meisten zu seiner Verbreitung beigetragen hatte. Wenn auch von Doflein über dieses Gebiet nur Originalarbeiten über das Froschtrypanosoma und Cnidosporidien vorliegen, so hat er doch in den früheren Auflagen gerade auf die Bearbeitung dieses, für den Forscher schwierigen Gebietes, bei dem selbst ein Schaudinn beim Betreten jenes Neulandes Fehler beging, besonderen Wert gelegt. Beim Durchsehen der 4. Auflage fällt auf, daß diesmal gerade die freilebenden Formen erweitert sind, während bei den parasitischen viel längst Überholtes unverändert stehengeblieben ist, anderes durchaus ungenügend oder falsch dargestellt wird. — Wieder greifen wir verschiedene Punkte heraus, die uns bei der Durchsicht des Buches auffielen.

S. 481 sind die Kernteilungsfiguren der Trypanosomen rein nach KÜHN u. SCHUCKMANN behandelt. Die geschichtlichen Arbeiten von BREINL u. MOORE, ROSENBUSCH und HINDLE sind bei der Besprechung übergangen. Mit der hantelförmigen Durchteilung des Caryosoms hält DOFLEIN die amitotische Teilung des Trypanosomenkernes für bewiesen. Gerade bei den größten Trypanosomen und auch bei pathogenen Formen sind aber manche Teilungen ganz anders als typische Mitosen resp. Promitosen beschrieben worden (z. B. ROSENBUSCH, Vogeltrypanosomen). Nun, das lag aber wohl (so meint DOFLEIN) „an den meist angewandten Konservierungsmethoden". Dazu ist aber zu bemerken, daß die von DOFLEIN nicht erwähnten Forscher gerade diejenigen waren, die eine einwandfreie Fixierung und Färbung zum ersten Male bei den Trypanosomen angewandt haben, und DOFLEIN möge bedenken, daß er nicht allein die Fixierungsrezepte richtig anwenden kann, und daß es nicht angängig ist, die andersartigen Ergebnisse anderer Forscher mit dem Hinweise auf mangelhafte Technik abzutun. Daß übrigens der Hinweis auf angebliche mangelhafte Konservierung in der 4. Auflage geradezu zu DOFLEIN's stehender und billiger Redensart geworden ist, dafür folgen noch einige Beispiele.

S. 484: „Die Angaben PROWAZEK's, welcher bei *Trypanosoma lewisi* in der Rattenlaus Kopulationsstadien gefunden zu haben glaubte, beruhten auf falscher Deutung schlechter Präparate." Woher weiß DOFLEIN, daß PROWAZEK's Präparate schlecht waren? Hat er sie gesehen? Hat er selbst über jenen Gegenstand gearbeitet? Woher leitet er das Recht zu dieser Tonart gegen einen verdienten Forscher, her, der leider bei der Ausübung seiner Forschungstätigkeit dem Flecktyphus zum Opfer fiel?

Referent hat fast alle jene Stadien wieder gefunden. Sie sind auch in guten Präparaten darstellbar. Die schlechten Präparate PROWAZEK's sind DOFLEIN's (der noch dazu über Trypanosomenentwicklung im Überträger bisher keinerlei Originalarbeit geliefert hat) Erfindung, 11 Jahre nach jener Zeit. Die Deutung hat jetzt allerdings neuere Grundsätze angenommen, das ist richtig und nicht zu verwundern. Daß aber schon durch andere Forscher die PROWAZEK'schen Angaben kritisch gesichtet sind (ROBERTSON 1911, BRUMPT 1913, NÖLLER 1914), verschweigt DOFLEIN.

S. 485: „Meine eigenen Untersuchungen, sowie die einiger Schüler deuten auf folgende Deutung hin: die schmalen Formen sind normale, rasch sich vermehrende Individuen, während die breiten über eine gewisse Norm hinauswachsen, da ihre Teilungs-

geschwindigkeit durch die Wechselwirkung mit den Immunkräften ihres Wirtes und eventuell anderer Einflüsse behindert ist." Diese Hindeutung stimmt aber nicht ganz. Wir unterscheiden polymorphe, dimorphe und monomorphe Trypanosomen. Bei den polymorphen sind die Verhältnisse durch Nöller (1913) durch das experimentelle Studium des Froschtrypanosomas bei der natürlichen Infektion durch Egel an Kaulquappen festgelegt worden. Hier sind in der Tat bei frischer Infektion die schlanken Formen im Kaulquappenblute Ausgangsformen der Vermehrung, wie ihre Zunahme vom 5.—11. Tage beweist, die dicken, bzw. glatten, flachen Formen des Blutes erwachsener Frösche sind wenig vermehrungstüchtige Überbleibsel in einem veränderten Medium. Die Arbeiten Doflein's und Mendeleef-Goldberg's stützen sich beim Froschtrypanosoma nicht auf natürliche, sondern künstliche Infektionen und serologische Erwägungen, deren serologische Technik noch dazu eine derartig laienhafte, anfechtbare war, daß sie z. B. die Ambozeptoren der zur Blutagarherstellung benutzten Blutarten ganz vernachlässigt haben (!). Eine Teilung der Trypanosomen im Froschorganismus haben sie nicht beschrieben. Die Trypanosomen haben in den von ihnen gespritzten Kaulquappen vielmehr sogleich aufgehört sich zu teilen (s. Mendeleef-Goldberg, Arch. f. Protistenk. Bd. 31 S. 263: „Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß die Kaulquappen in ihrem Körper irgendwelche Schutzstoffe haben müssen, welche auf die Kulturtrypanosomen hemmend einwirken, da die geimpften Trypanosomen sofort mit den Teilungen aufgehört haben, sobald sie in den Kaulquappenkörper hineinkamen"). Bei dieser Sachlage muß ich es als recht unberechtigt bezeichnen und dagegen Protest erheben, daß Doflein die Aufklärung über die Vermehrungsverhältnisse beim Froschtrypanosoma (nur dieses kann der Sachlage nach gemeint sein) als gewissermaßen auf Grund seiner eigenen Untersuchungen sowie der einiger Schüler gewonnen hinstellt, um so mehr, als meine ausführliche Arbeit über das Froschtrypanosoma, die 1913 gleichzeitig mit der Arbeit von Mendeleeff-Goldberg erschien, die auf Grund des Studiums natürlicher frischer Infektion bei Kaulquappen gewonnenen Ergebnisse über die Teilungsfähigkeit der einzelnen Trypanosomenformen nicht nur allseitig beleuchtete, sondern auch richtig auf die Gruppe der polymorphen Trypanosomen (besonders Vogeltrypanosomen und Rindertrypanosomen) beschränkte. Zu jener Zeit waren Doflein die schlanken Formen der frischen Infektion noch unbekannt. Auf die den Doflein'schen Gedankengängen beim Froschtrypanosoma zugrunde liegenden Versuche und

deren Technik und Ergebnisse hoffe ich in einigen Originalarbeiten noch ausführlicher zurückzukommen.

Auch bei den dimorphen Stämmen von *Trypanosoma brucei* liegen nach OEHLER's klaren Versuchen (1914) ähnliche Verhältnisse vor. Hier ist die schmale Form Schwärmform des akuten Verlaufes, die Breitform Remissionsform. Bei den nahezu monomorphen Rattentrypanosomen dagegen liegt die Sache gerade umgekehrt, denn bekanntlich sind gerade hier die über eine gewisse Norm hinausgewachsenen dicken Formen die Ausgangsformen der Teilung, wie man sich an jeder frisch infizierten Ratte überzeugen kann. Die schlanken Formen bleiben später als sterile Residualformen übrig. Außerdem ist bei dieser Theorie das Verhalten im Überträger gar nicht angedeutet, obgleich DOFLEIN doch bekannt sein sollte, daß bei den Schlafkrankheitstrypanosomen gerade die kurzen dicken Formen nach ROBERTSON wahrscheinlich die Ausgangsformen der Vermehrung in der Glossine sind.

S. 488: Daß die Formveränderungen in Kulturen durchaus denen im Darm der Überträger entsprechen sollen, zeugt von DOFLEIN's mangelhafter Durcharbeitung der einschlägigen Literatur. Ihm scheinen die metazyklischen, kleinen oder Speicheldrüsen-Trypanosomen unbekannt geblieben zu sein, ebenso die Tatsache, daß Züchtbarkeit und Entwicklung im Überträger nicht immer parallel laufen (NÖLLER 1913). Vgl. dazu auch die Bemerkungen zu S. 343 (S. 387 hier).

Daß DOFLEIN S. 489 die grundlegenden Arbeiten ROUBAUD's über die ganz spezifische Entwicklung der verschiedenen Artengruppen der pathogenen Trypanosomen in den Glossinen erst DUKE (der 1914 die ROUBAUD'sche Einteilung etwas verändert brachte) unterschiebt, zeugt kaum von gründlichem Literaturstudium. Meine Weiterbildung und Ausdehnung des Systems (1914) erwähnt er überhaupt nicht. Daß im DOFLEIN 4. Aufl. S. 499 die Typanoplasmen immer noch als wahrscheinliche Karpfenschädlinge dargestellt werden, entspricht dem Stande der Wissenschaft im Jahre 1904. Jeder, der in Karpfenteichwirtschaften Karpfen und Egel zu untersuchen Gelegenheit hat, weiß, daß es auch in Teichen mit ganz gesunden Fischen meist schwer oder ganz unmöglich ist, Fischegel ohne Trypanoplasmen zu finden.

S. 494: Daß DOFLEIN in Trypanosomenkulturen außerordentlich kleine, abgekugelte Formen auftreten sah, war ja nicht ganz neu (vgl. BOUET 1906). Daß er aber gerade diese Formen als „Dauerstadien" ansieht (experimentell hat er jedenfalls über ihre Dauernatur und besondere Widerstandsfähigkeit nichts Sicheres ermittelt),

ist seine rein subjektive Anschauung. Mit Trypanosomenkulturen erfahrene Leute dürften eher geneigt sein, die fraglichen Stadien als Degenerationsformen auf trockenen oder alten Nährböden aufzufassen, da sie stets erst in bereits degenerierenden Kulturen überhandnehmen. Sie mit Breinl's „latent Bodies" der pathogenen Trypanosomen aus dem Wirbeltierkörper zusammenzustellen, ist willkürlich und unbegründet.

S. 503: Die von Doflein entwickelte Hypothese, daß das Blut in den Blutsaugern den Trypanosomen die Möglichkeit bieten soll, sich an verschiedene Wirte anzupassen, ist ein leeres Luftschloß und erinnert lebhaft an die Negri'schen Bakterienverwandlungstheorien der Zeit vor Robert Koch. Zu ihren Gunsten spricht keine experimentell gesicherte Tatsache, gegen sie dagegen sprechen alle Erfahrungen. Es zeigt sich, daß es eine Anzahl besonders in ihren Kulturen bei gleicher Züchtungstechnik oder bei gleicher Haltung in gleichen Versuchstieren morphologisch wohl charakterisierter Trypanosomen gibt, die stets nur bei verschiedenen mehr oder minder eng begrenzten Tiergruppen (bei den pathogenen ist dieser Spielraum am weitesten) vorkommen und sich in mehr oder minder weit begrenzten Überträgergruppen in gleicher Weise entwickeln. Dazu lehrt die Erfahrung, daß in der Natur durch normale Überträger die nichtpathogenen Trypanosomen nie auf heterogene Wirte übertragen werden, während gerade durch hohe Dosen injizierter Bluttrypanosomen das wohl möglich ist (Wendelstädt u. Fellmer u. a.).

S. 504 schreibt Doflein: „Wir dürfen wohl mit einem hohen Grade von Sicherheit die Theorie aufstellen, daß alle blutbewohnenden Trypanosomen der Wirbeltiere und ihrer Verwandten von darmbewohnenden herpetomonasähnlichen Parasiten von Wirbellosen abstammen." Ich erinnere daran, daß diese Theorie, die Doflein 1916 in sein Lehrbuch bringt, 1904 von Léger aufgestellt, 1907 und 1908 von Brumpt u. Novy erweitert und 1909 von Roubaud glänzend ausgebaut worden ist. Warum verschweigt Doflein diese Autoren? Ist ihm die Literatur unbekannt geblieben, obwohl sie schon 1912 in der 2. Auflage des Laveran u. Mesnil (Trypanosomes et Trypanosomiases) lückenlos zusammengestellt und referiert ist?

Wenn Doflein ebenfalls S. 507 angibt, nach Novy können sogar *Herpetomonas*-Arten aus Insekten sich in künstlichen Kulturen in trypanosomenähnliche Organismen umwandeln, ohne in den Wirbeltierwirt zu gelangen, so ist das zu berichtigen. Bei der Verwirrung, die die Novy'sche Mückenflagellatenarbeit in der Flagellatenbenennung

angerichtet hat (sie ist beinahe so groß wie in DOFLEIN's *Herpetomonas*-Kapitel) ist es in der Tat schwer, sich zwischen den einzelnen Flagellatentypen zurechtzufinden. Doch handelt es sich bei der von DOFLEIN gemeinten Art (*Trypanosoma culicis* NOVY, NEAL u. TORREY) um einen bereits in der Mücke in *Crithidia*-Form (mit typischer undulierender Membran) vorkommenden Flagellaten, gegen dessen mögliche und mir sehr wahrscheinlich erscheinende Zugehörigkeit zu einem Vogeltrypanosoma NOVY und Mitarbeiter nicht den geringsten Beweis erbracht haben. Von einer Umwandlung kann also keine Rede sein, da das Tier schon in der Mücke trypanosomenähnlich ist.

Bei der echten *Leptomonas* aus der Mücke (von NOVY und Mitarbeitern fälschlich als die *Crithidia fasciculata* LÉGER's betrachtet) stellen die amerikanischen Autoren ausdrücklich fest, daß sie keine undulierende Membran bildet, ein Satz, dem bald darauf die gegenteilige Behauptung folgt. Was richtig sein soll, wird nicht angegeben. Durch PATTON u. WOODCOCK ist aber bereits festgelegt, daß es sich bei dieser Form um eine echte *Leptomonas* ohne undulierende Membran handelt. Eigene neue Versuche bestätigen das.

S. 505: Daß sich eine *Herpetomonas* in ein *Trypanosoma* umwandelt, glaubt wohl nur DOFLEIN selbst. Er schreibt dann: „während wir gegen die Darmparasiten unter den Flagellaten keine spezifischen Heilmittel kennen, ...“ Dazu ist zu bemerken, daß es verwunderlich bleibt, daß DOFLEIN die überraschende Wirkung von Cortex simarubae und des Emetins (BOHNE u. PROWAZEK 1908, MAYER 1914) bei der Flagellatenruhr unbekannt geblieben ist.

S. 506—512: Daß DOFLEIN *Leptomonas*, *Herpetomonas*, *Crithidia* und *Trypanosoma* als nur praktisch, nicht natürlich zu trennende Gattungen ansieht, wird wohl nur der gutheißen, der die Insektenflagellaten nur vom Hörensagen kennt. Dementsprechend mangelhaft ist das Kapitel über *Herpetomonas*, in dem in buntem Gewimmel Leptomonaden, echte Chrithidien und als Entwicklungsformen von Trypanosomen zu verdächtigende Flagellaten durcheinanderwirbeln. DOFLEIN berücksichtigt gar nicht, daß es zahlreiche echte Leptomonaden gibt, die nie eine undulierende Membran bilden, andererseits selbständige *Crithidia*-Arten, bei denen in der beweglichen Schwärmform eine undulierende Membran stets vorhanden ist.

Daß DOFLEIN beim Froschtrypanosoma S. 515 die Übertragungsweise in freier Natur für nicht mit Sicherheit festgestellt hält, läßt auf mangelhaftes Studium der Arbeit des Verf. schließen. Gerade in freier Natur, nicht im städtischen Laboratorium wurden seinerzeit

in Thüringen die epidemiologischen und experimentellen Übertragungsfragen mit allen bisher angewandten Vorsichtsmaßregeln studiert. Wenn die Arbeit ohne Doflein's Approbation ihm für den Leser noch nicht sicher erscheint, so ist das für mich ziemlich gleichgültig, denn nicht Doflein's Billigung ist mein Arbeitsziel. Es möge hier aber daran erinnert sein, daß Doflein seinerzeit 4 Wochen nach Erscheinen der vorläufigen Mitteilung in einem Vortrage jene Ergebnisse als Bestätigung seiner auf Grund von Spritzversuchen gewonnenen leeren Vermutung hinstellte, daß schon Kaulquappen infiziert werden könnten (vgl. die Bemerkungen zu S. 343).

Daß mir Doflein S. 521 beim Rattentrypanosoma unterschiebt, ich habe die Übertragbarkeit durch die Schaflaus festgestellt, stimmt nicht ganz. Ganz abgesehen davon, daß sich der zweite Teil meiner Arbeit in Doflein's Literaturverzeichnis nicht erwähnt findet, muß ich diese Unterstellung zurückweisen. Ich habe besonders den Unterschied zwischen der physiologischen Entwicklung in wirklichen Überträgern und bloßer degenerativer Lebenderhaltung dargelegt, und festgestellt, daß das Rattentrypanosoma in der Schaflaus nur wenige Tage am Leben bleibt.

S. 523: Daß das *Trypanosoma theileri* als Autornamen Bruce trägt, ist ein Fehler, der aus der vorigen Auflage mitgeht. Es heißt prioritätsrechtlich *T. theileri* Laveran 3. März 1902.

T. scheini ..... S. 525 trägt 1916 immer noch wie in der dritten Auflage 1912 fünf Punkte als Autornamen. Es scheint Doflein seit 1912 nicht gelungen zu sein, den Autornamen aufzufinden (Knuth 1909). Daß auch Doflein die Zugehörigkeit der nicht-pathogenen Rindertrypanosomen zu einer Art immer wahrscheinlicher wird, ist an sich erfreulich, obgleich er nicht angibt, wer das schon vor ihm ausgesprochen und begründet hat. Daß er die Johns'schen Arbeiten, der den Zusammenhang zwischen den Kulturflagellaten und dem Rindertrypanosoma experimentell nachwies, nicht anführt, läßt sich vielleicht mit der Schwierigkeit der Beschaffung dieser Arbeiten entschuldigen.

S. 525: Woher er für *Trypanosoma franki* Hipposciden und Tabaniden als Überträger geahnt hat (schon dritte Auflage) ist mir nicht ganz klar geworden. Wenigstens führt er die gerade für die *Theileri*-Forschung geschichtlich gewordene Arbeit von Knuth und Rauchbaar, die jene Insekten verdächtigte, gar nicht an.

S. 541: Daß durch die Entdeckung des *Trypanosoma rhodesiense* nach Doflein's Meinung die Bedeutung der von Kleine u. a. festgestellten Tatsache, daß *T. gambiense* von verschiedenen Glossinen,

u. a. auch *G. morsitans* übertragen werden kann, nicht herabgesetzt wird, ist nicht zu verwundern und geradezu selbstverständlich; durch DOFLEIN's Approbation wird an der Bedeutung jener bahnbrechenden KLEINE'schen Entdeckung nichts geändert. Dabei vergißt DOFLEIN bei dieser wohlwollenden Anerkennung für KLEINE bei *Trypanosoma rhodesiense* ganz den heroischen TAUTE'schen Selbstversuch anzuführen, die einzige Arbeit, die bei der Prüfung der Wild-Haustier-Schlafkrankheitsfrage den Versuch am Menschen durchgeführt hat. Nach DOFLEIN's Darstellung (S. 496, 540) soll in den Schlafkrankheitsgegenden bei Wild und bei Haustieren *Trypanosoma gambiense* nicht selten vorkommen. Für diese Ansicht liegen fast keine oder doch nur außerordentlich spärliche, wirklich sichere Anhaltspunkte vor. Die ganz gegenteilige heutige Anschauung der deutschen Schlafkrankheitskommission, die jene Trypanosomen meist für *Tryp. brucei* hält, erwähnt DOFLEIN überhaupt nicht, obgleich der TAUTE'sche Versuch mit aller Schärfe gegen eine weite Verbreitung menschenpathogener Trypanosomen bei Wild- und Haustieren spricht und zur größten Vorsicht bei der Bezeichnung von Wild- oder Haustiertrypanosomen als angebliches *T. gambiense* oder *rhodesiense* mahnen muß.

S. 548—551. Daß sich bei *Schizotrypanum* über *Pneumocystis* nichts findet, ist bei der Fülle der Arbeiten über diesen Parasiten, der eine Rolle bei der angeblich blepharoplastlosen Schizogonie spielte, recht verwunderlich. Überhaupt ist *Schizotrypanum* so flüchtig behandelt, daß nicht einmal die Arbeiten von BRUMPT (1912—1914) und MAYER u. ROCHA-LIMA (1914) über die Entwicklung in ganz verschiedenen Wanzen und sogar in Zecken überhaupt erwähnt worden sind. Dabei hat gerade die Arbeit von MAYER u. ROCHA-LIMA größtes theoretisches Interesse dadurch, daß sie sich auf Grund schwerwiegenden Versuchsmaterials gegen eine Ableitung der Trypanosomen von Parasiten der Wirbellosen ausspricht, so daß nach Ansicht dieser Forscher die entgegengesetzte MINCHIN'sche Theorie an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Bei der Orientbeule (S. 555—557) sind die neueren Arbeiten (1914) von SERGENT und seinen Mitarbeitern, die aus dem Gecko *Tarentola mauretanica Leishmania*-gleiche Flagellaten züchten konnten, im Gecko das Virusreservoir und in *Phlebotomus* den Überträger vermuten, nicht aufgenommen.

S. 558: Daß nach „neueren Untersuchern" *Histoplasma capsulatum* und *Cryptococcus farciminosus* Blastomyceten sein sollen, ist 1916 eigentlich gar nicht mehr zu bezweifeln, nachdem dieser Parasit durch NÈGRE u. BOQUET 1915 sogar gezüchtet worden ist.

S. 567 ff.: Die Polymastiginen und Trichonymphiden sind dem neueren Stande der Forschung entsprechend gut behandelt, insbesondere sind die Parabasalapparatverhältnisse (Janicki) ausführlich abgehandelt. Komisch wirkt es, wenn Doflein sich einerseits darüber aufregt, daß hier und da jemand die richtigen Namen „ausgräbt“ (*Giardia*, *Cryptobia*), während er andererseits manchmal ebenso (z. B. *Eimeria*, *Babesia*) verfährt und sogar noch weiter geht, z. B. bei *Entamoeba dysenteriae* S. 680, hier ein recht unbegründetes Vorgehen, da Councilman u. Lafleur keine differentialdiagnostisch verwertbare Beschreibung geben. Der eingebürgerte Schaudinn'sche Name *histolytica* scheint Doflein nicht zu gefallen, obgleich hier die erste sichere Diagnose der vegetativen Form gegeben wird. Das Vorgehen Doflein's, eine Dysenterieamöbe „nach unzweifelhaften klinischen und pathologischen Hinweisen“ benennen zu wollen, dürfte ein Kuriosum in der reichhaltigen zoologischen Benennungsgeschichte darstellen, und nur wenige dürften diesen Namen sachlich richtig und bezeichnend finden, zumal da eine einwandfreie Benennung mit ganz unverkennbarer Artdiagnose folgte. Daß bei der Dysenterieamöbe Hartmann ein wesentliches Verdienst bei der Klärung der Verhältnisse hat, wird im Texte vermißt. Findet sich nicht schon gerade bei Hartmann die Feststellung (lange vor Doflein's 4. Auflage), daß unzweifelhaft nur eine pathogene Darmamöbe beim Menschen vorkommt?

Ob die besonders auffälligen zyklischen Veränderungen des Caryosoms bei der Dysenterieamöbe nicht durch Konservierung und Färbetechnik hervorgerufene Strukturen sind (Doflein 4. Aufl. 681), daran ist bei Hartmann's nach Doflein angeblich schlechten Präparaten (Vorwort) zu denken, zumal da Hartmann „diese Veränderungen nicht am lebenden Tier verfolgt hat“,[1]) ein Urteil aus Doflein's Munde, daß um so überraschender wirkt, als von Doflein keinerlei Originalarbeit über die Dysenterieamöbe vorliegt. Es scheint mir fraglich, ob Doflein alle von ihm beschriebenen Kernveränderungen im Leben verfolgen kann, was technisch häufig unmöglich ist. Indessen stellt aber gerade dieser Hieb gegen Hartmann eine wahrscheinlich wieder auf Doflein's Flüchtigkeit beruhende Entstellung der Tatsachen dar, denn gerade im Leben

[1]) Nur an dieser Stelle, wo Doflein glaubt, Hartmann gegenüber seinen überlegenen kritischen Standpunkt betonen zu können, ist bei der Schilderung der Entwicklung der Dysenterieamöbe Hartmann's Name genannt. (In der 3. Auflage war es noch anders!) Dabei fußt die ganze Darstellung Doflein's vollkommen auf den Untersuchungen Hartmann's, jedoch ohne daß es erwähnt wird.

hat HARTMANN diese Veränderungen verfolgt, wie im Archiv für Schiffs- und Tropenhygiene 1908 Bd. 12 Seite 120 (220) zu lesen steht. Möge sich DOFLEIN da überzeugen!

Bei den Coccidien S. 832 erklärt man das Fehlen der WENYON-schen Aufklärung über die beiden menschlichen Coccidiosen gerne mit der Zeit (1915) und der Schwierigkeit, die Arbeiten zu beschaffen. Für *Eimeria stiedae* hat DOFLEIN überhaupt große Vorliebe. Heute noch, 1916, läßt er durch sie die Rinder an roter Ruhr sterben. Man kann von DOFLEIN bei der Menge des von ihm behandelten Materials natürlich nicht verlangen, daß er sich den Erreger dieser interessanten Seuche einmal ansieht (Material ist nicht allzuschwer zu erhalten), aber man kann ihm verraten, daß ZÜBLIN 1908 eine geradezu klassische Arbeit über jene *Eimeria* geliefert hat. Sie ist in Freiburg nicht schwer erhältlich und außerdem schon in verbreitete Handbücher (NEVEU-LEMAIRE, Parasitologie 1912 und in JOLLOS, Coccidiosen 1913, in KOLLE-WASSERMANN 2. Aufl. Bd. 7) übergegangen. Die betreffende Eimeria ist eine Art für sich, von *Eimeria stiedae* auf den ersten Blick zu unterscheiden, und heißt *Eimeria zürni* RIVOLTA (1878) = *Eimeria bovis* ZÜBLIN (1908).

S. 856 bei *Leucocytozoon* schreibt DOFLEIN: „Ob in den Milben eine Weiterentwicklung stattfindet, oder die Übertragung auf den Vogel im Ookinetenzustand stattfindet, ist noch unbekannt. In der Milbe findet wahrscheinlich keine Vermehrung des Parasiten statt, denn Schizogoniestadien sind von FANTHAM bei einer Form aus dem schottischen Moorhuhn *Lagopus scoticus* gefunden worden."

Dazu ist zu bemerken, daß Milben als *Leucocytozoon*-Überträger überhaupt nicht erwiesen sind, sondern nur von REICHENOW ohne Beweis als wahrscheinliche Überträger mit aller Zurückhaltung angesprochen werden. Außerdem ist mir der logische Zusammenhang zwischen DOFLEIN's Vermutung, daß in der Milbe wahrscheinlich keine Vermehrung der Parasiten stattfinde und den von FANTHAM beim Mohrhuhn entdeckten Schizogoniestadien nicht klar geworden. Sollte DOFLEIN etwa, wie man aus dieser Zusammenstellung schließen muß, ausdrücken wollen, daß im Überträger keine Vermehrung des Parasiten stattfinden kann, wenn im Wirbeltier Schizogoniestadien sich finden, so wäre dieses neue Gesetz auf fast alle genauer bekannt gewordenen Hämosporidien und Hämogregarinen nicht anwendbar, denn bei allen liegen entgegengesetzte Verhältnisse vor; es finden sich sowohl im Wirbeltier Schizogoniestadien, außerdem noch eine oft recht starke Vermehrung im Überträger.

S. 862: *Legerella parva* (NÖLLER 1913) ist von DOFLEIN über-

haupt nicht aufgenommen, obgleich sie wegen ihres Vorkommens in einem Blutsauger und ihrer Ähnlichkeit mit *Caryolysus lacertarum* das größte Interesse für die Ableitung der Blutcoccidien bietet.

Die Hämogregarinen sind noch als Unterfamilie zusammengestellt, obgleich Reichenow längst nachgewiesen hat, daß sie sich zwanglos in die bekannten Adeleidengruppen Léger's einrangieren lassen, so daß ihre systematische Stellung als besondere Familie unberechtigt ist. So gehört z. B. *Caryolysus* zu den Legerelliden, *Hepatozoon* zu den Adeleiden. Bei der allgemeinen Schilderung der Hämogregarinen S. 867 wird der Anschein erweckt, als ob Hartmann noch die Trypanosomenverwandtschaft dieser Blutprotozoen vertrete. Demgegenüber sei darauf hingewiesen, daß Hartmann und Chagas gleichzeitig und unabhängig von Reichenow die Coccidiennatur der Hämogregarinen auf Grund eigener Untersuchungen selbst nachgewiesen haben (bereits in dem Artikel von Hartmann u. Jollos 1910 Arch. f. Protistenk. Bd. 19 erwähnt).

Besonders mangelhaft ist die Bearbeitung von *Lankesterella minima*, mit der Doflein heute noch das *Dactylosoma* zusammenwirft. Nachdem vom Referenten nach jahrelanger Arbeit das Chaos der *Lankesterella-Dactylosoma*-Frage entwirrt worden war, legte er die Ergebnisse im Arch. f. Protistenk. ausführlich dar und schickte Doflein einen Sonderabdruck. Den Erfolg zeigt die Bearbeitung, die das für die Malariaparasitenforschung geschichtlich gewordene *Dactylosoma* (Grassi 1892, Kruse 1890, Ruge 1906), das gar nicht zu den Hämogregarinen gehört, im Text nicht als selbständige Gattung erwähnt, aber als *Lankesterella* abbildet.

Daß Doflein noch 1916 den Satz „auch gibt neuerdings Hartmann an, daß neben dem Kern bei *Lankesterella ranarum* ein Blepharoplast liege“, unverändert hat stehen lassen, überrascht um so mehr, als gerade durch eine Arbeit aus dem Hartmann'schen Laboratorium (Nöller 1912) dieser Irrtum von Seitz aufgeklärt worden ist.

Bei *Haemoproteus* (S. 891) stellt Doflein die Arbeit von v. Wasielewski u. Wülker als die genaueste Untersuchung über *Haemoproteus* hin. Nun ist es an und für sich schon mißlich, über noch nicht veröffentlichte Arbeiten ein Urteil zu fällen. Wenn aber v. Wasielewsky u. Wülker bei ihren Studien die Übertragung des Turmfalken-*Haemoproteus* nur als wahrscheinlich durch die Fliege *Carnus haemapterus* geschehend hinstellen, so muß hervorgehoben werden, daß über die Überträger des Tauben-*Haemoproteus* nach den Arbeiten von Sergent u. Aragão ein Zweifel gar nicht mehr bestehen kann. Wenn sie außerdem die von Aragão als Schizonten

beschriebenen multiplen Teilungen gar als metagame Vermehrungsstadien hinstellen wie DOFLEIN (S. 894), so scheint ihnen die Arbeit von ADIE (1915) über die Sporogonie von *Haemoproteus columbae* in *Lynchia* unbekannt geblieben zu sein, wenigstens führt DOFLEIN diese Arbeit, die den größten Fortschritt in der *Haemoproteus*-Frage darstellt, überhaupt nicht an. Wenn sich die ADIE'schen Angaben bestätigen (und es liegt kein Grund vor, daran zu zweifeln), so gelangen wir bei der proteosomagleichen Sporogonie in *Lynchia* zu einer sicheren Einreihung von *Haemoproteus* in die nächste Nähe von *Proteosoma*.

Bei Malaria (S. 901 ff.) sind die Angaben über Kultur hinzugekommen, sonst hat sich wenig geändert. Daß inzwischen die Stellung der Malariaparasiten und Piroplasmen der Fledermäuse durch YAKIMOFF u. COLES (1914) aufgeklärt worden ist, führt DOFLEIN nicht an. Die Piroplasmosen sind wenig erweitert. Daß THEILER nach DOFLEIN (S. 947) das Pferdepiroplasma entdeckt haben soll wird diesen Forscher wahrscheinlich selbst überraschen (GUGLIELMI 1899).

S. 960: Daß die Parasitennatur der Anaplasmen endgültig erledigt ist, scheint DOFLEIN noch unbekannt zu sein. Er täte gut, sich die Arbeiten von SCHILLING-TORGAU (1912) und DIAS u. ARAGAO (1914) anzusehen, die durch Blutgifte Anaplasmose erzeugen konnten. Außerdem findet man ja auch bei uns z. B. bei fast jedem jungen Igel oder Hamster Anaplasmen (unveröffentlichte Erfahrungen des Referenten in Thüringen).

S. 1027 hält DOFLEIN wirklich 1916 die HOFER-DOFLEIN'sche Theorie von der Erregernatur des *Myxobolus cyprini* bei der Pockenkrankheit der Karpfen noch für neu genug, um sie seinen Lesern unverändert aufzutischen, obgleich inzwischen u. a. auch durch M. PLEHN 1906 (aus dem HOFER'schen Institut) der Mangel einer Berechtigung dieses ungestützten Gebäudes längst erwiesen worden ist, was DOFLEIN hinterher auch schwach andeutet. Daß DOFLEIN immer noch in Fig. 1073 Nierenepithelzellen mit ganz winzigen Stadien als vermutliche multiple Teilungen des *Myxobolus* abbildet, überrascht erstens deshalb, weil diese Gebilde beinahe noch kleiner sind als der Amöboidkeim aus der Spore, und zweitens weil inzwischen durch REICHENOW 1908 im Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte Bd. 72 S. 710—711 längst nachgewiesen worden ist, daß diese Einschlüsse in normalen, uninfizierten Tieren gar nicht selten zu finden sind und Ausfällungen degenerierender Zellen darstellen. Hier, seinen eigenen früheren Angaben gegenüber, schweigt die von DOFLEIN sonst so ostentativ zur Schau getragene Kritik vollständig.

Desgleichen wird S. 1041 bei *Nosema lophii* (fälschlich noch als *Glugea*-Art bezeichnet) auf Grund seiner eigenen älteren Untersuchungen noch von Cysten und Pansporoblasten gesprochen; die gründlichen neueren Arbeiten von Weissenberg, die seine Auffassung völlig widerlegt haben, werden aber überhaupt nicht erwähnt. Dagegen wurde kurz vorher S. 1039 bei *Glugea anomalum* die Auffassung Weissenberg's über die sog. somatischen Kerne mit seinem beliebten Hinweis auf ungenügende Präparate abgetan. „Eine erneute Untersuchung eines kritischen Beobachters an guten Präparaten müßte diese Vorgänge leicht klären.“ Eine derartig billige Kritik gegenüber einer sorgfältigen, mit einwandsfreier Technik ausgeführten Arbeit ist unerhört, selbst wenn man die Auffassung des Verf. (und darin stimme ich Doflein zu) nicht für richtig hält. Aber nicht ungenügende Präparate und mangelnde Kritik sind an dessen Auffassung schuld, sondern das Fehlen jüngster Stadien macht eine einwandsfreie Deutung vorderhand überhaupt unmöglich.

S. 1079 muß sich auch Swarczewsky über seine vorzügliche Haplosporidienarbeit dasselbe Urteil gefallen lassen: „Die cytologischen Verhältnisse sind von Swarczewsky infolge ungenügender Konservierung der Präparate nicht verstanden und etwas phantastisch beschrieben worden.“ Die Beschreibung der multiplen Kernteilung, die Doflein mit diesen Worten kritisiert, ist nicht phantastischer als die, die Doflein selbst von den angeblich gleichen Vorgängen bei Myxosporidien und Microsporidien gegeben hat. Der Unterschied ist nur der, daß die betreffenden Bilder von Swarczewski sich wenigstens auf das Haplosporid beziehen, während die Doflein's Degenerationsprodukte von Wirbeltierzellen darstellen (siehe oben). Wenn man der Deutung von Swarczewsky nicht zustimmt (ich selbst bin geneigt, die betreffenden Bilder für Degenerationsformen der Parasiten zu halten), so ist in Anbetracht der gründlichen, an sonstigen Resultaten reichen Arbeit Swarczewsky's ein solcher Ton nicht am Platze. Die große Bedeutung dieser Arbeit für die Ableitung der autogamen Befruchtung scheint dabei Doflein ganz entgangen zu sein; wenigstens wird nichts darüber von ihm erwähnt.

Bei den Sarkosporidien S. 1060—74 sind die interessanten Arbeiten von Besnoit u. Robin über Hautsarkosporidien überhaupt nicht erwähnt. Die Parasiten von Gilruth u. Bull (1912) sind den Sarkosporidien zugezählt, obgleich sie wohl viel eher zu *Gastrocystis* gehören dürften. Daß *Gastrocystis* erst vor kurzem entdeckt worden sein soll (S. 1075), ist falsch (Maske 1893, vielleicht, schon Stiles 1892).

Daß gerade die *Gastrocystis* (*Ileocystis*) des Rindes (entdeckt etwa 1893) neuerdings als angebliche Schizogonie des Rindercoccids eine Rolle gespielt hat (MÜLLER 1914), findet sich im DOFLEIN nicht.

Doch genug jetzt!

Ich habe mich auf die auffälligsten Fehler hauptsächlich in den Kapiteln beschränkt, in denen ich eigene Erfahrungen besitze. Die Zahl hätte sich noch reichlich vermehren lassen, doch glaube ich, die Beispiele werden genügen, um dem Leser trotz der hochtönenden selbstbewußten Vorwortversprechungen und der stetigen Hervorkehrung der eigenen Verdienste ein objektives Urteil zu ermöglichen, wie es in Wirklichkeit mit der Gründlichkeit des Quellenstudiums und der Art der geistigen Durcharbeitung in DOFLEIN's Werk, sowie dem eigenen Anteil DOFLEIN's an den Ergebnissen und Ideen der modernen Protistenkunde bestellt ist.

Die Darstellung der freilebenden Formen, speziell der Flagellaten mögen Fortschritte gemacht haben, darüber will ich kein Urteil abgeben, weil mir diese Formen ferner stehen. Immerhin sei auch hier nicht verschwiegen, daß die mit so großem Lob mehrfach hervorgehobenen Neuerungen des gebrachten Flagellatensystems nicht DOFLEIN's, sondern PASCHER's Geistesprodukte sind bis auf eine, die Zusammenfassung in die 2 Unterklassen der Phytomastiginen und Zoomastiginen, die aber schwerlich Anklang finden dürfte, daß sie alle natürlichen Zusammenhänge zerreißt und gerade mit den neueren Ergebnissen, spez. PASCHER's in Widerspruch steht.

Alles in allem ist ein Werk entstanden, an dem die wohlbekannte G. FISCHER'sche Ausstattung und eine ausführliche Behandlung der freilebenden Flagellaten und der Polymastiginen das Beste darstellt. Die Behandlung der wichtigsten parasitischen Gruppen ist aber eine derartige, daß die vierte Auflage gegenüber der dritten zweifellos einen großen Rückschritt bedeutet. Es ist das um so auffallender, als gerade diese Gruppen in anderen Hand- und Lehrbüchern oder ausführlichen Darstellungen in medizinischen Sammelwerken schon seit Jahren in guter sachlicher Bearbeitung vorliegen.

Peinlicher noch als diese sachlichen Mängel erscheint die im ganzen Buch hervortretende geringe Objektivität des Verfassers in der Beurteilung eigener und fremder Leistungen: einerseits sein Verhalten, Ideen, die vor ihm andere Forscher ausgesprochen, unter Nichterwähnung derselben erscheinen zu lassen, andererseits die geringe Achtung und Einschätzung der Leistungen anderer.

Ganz besonders unangenehm wirkt die ständige Herabwürdignng

der Verdienste und Gedankengänge Schaudinn's, ohne den die neuere Protozoologie schlechterdings unmöglich wäre. Vom Vorwort an werden von Doflein ohne Rücksicht auf die Zeit ihrer Aufstellung die Schaudinn'schen Leistungen und Gedankengänge herabgesetzt und seine (übrigens recht befruchtenden) Fehler bei jeder Gelegenheit hervorgekehrt. Ganz besonders häßlich ist dabei der Ton, in dem die sachlich natürlich teilweise berechtigte Kritik vorgetragen wird (z. B. S. 178, 683). Das Verfahren Doflein's zeugt von einem großen Mangel an geschichtlicher Objektivität; handelt es sich doch hier um Beobachtungen und Gedanken, die in der Protozoologie fast alle neueren Fortschritte verursacht haben und nur zu häufig der Doflein'schen Darstellung zugrunde liegen — dann allerdings meist ohne genannt zu werden. Sollte Doflein's geschichtliche Urteilsfähigkeit, wie seine Selbsterkenntnis neuerdings eine solche Trübung erfahren haben, daß er vergessen hat, daß er Schaudinn noch 1906 in einem Nachruf als den „bedeutendsten unter den jüngeren Zoologen" pries, und daß er sich nicht mehr bewußt ist, daß sich sein eigenes Arbeiten und Denken auf diesem Gebiete großenteils in Schaudinnschen Bahnen bewegt und von Schaudinn'schem Geiste zehrt?

Besprechungen.

Kofoid, Ch. A. and **O. Swezy**: Mitosis and multiple fission in trichomonad flagellates. Proc. Americ. Acad. of Arts and Sciences Vol. 51, p. 289—378, with 8 plates.

Zur Gattung *Trichomonas* gehörende parasitische Flagellaten und verwandte Formen sind in den letzten Jahren so häufig und eingehend untersucht worden, daß wenigstens in cytologischer Hinsicht bis auf wenige strittige Punkte ein gewisser Abschluß erreicht schien. Die vorliegende ausführliche Arbeit bringt aber dennoch manche neuen Beobachtungen, die zum Teil die bisherigen Kenntnisse ergänzen, zum anderen früheren Angaben widersprechen. Neu ist vor allem die einwandfreie Feststellung einer multiplen Vermehrung neben der gewöhnlichen Zweiteilung bei allen untersuchten Arten [*T. augusta*, *T. muris*, *Tetratrichomonas prowazeki* und *Eutrichomastix* (= *Trichomastix*, welcher Gattungsname gemäß den Nomenklaturregeln geändert werden soll!) *serpentis*]. Es können dabei bis zu 8 Kernen mit zugehörigem Geißelapparat gebildet werden, bevor die Plasmadurchschnürung erfolgt. Die Tochterindividuen gehen nicht gleichzeitig auseinander, sondern schnüren sich nacheinander ab. Die Kernteilung beschreiben die Verfasser im allgemeinen entsprechend den in diesem Archiv (Bd. 33) veröffentlichten Angaben von Kuczynski. Sie finden aber bei den Trichomonasarten stets 5 Chromosomen, von denen eins erheblich kleiner ist als die übrigen. Schon vor der Bildung der Äquatorialplatte soll eine Längsteilung der Chromosomen stattfinden und im Anschluß hieran eine end-to-end-Conjugation. Die derart verbundenen Chromosomen würden erst in die Äquatorialplatte eintreten und quer getrennt werden. Als Teilungszentren dienen auch nach Kofoid und Swezy die Blepharoplasten (= Basalkörner), die sich aber häufig nach ihrer eigenen Teilung zunächst in ein Teilungszentrum für den Kern und in den eigentlichen neuen Blepharoplasten durchschnüren. (Diese Angabe ist vielleicht geeignet bisher vorhandene Widersprüche zu beseitigen, da sich daraus die vom Referenten gelegentlich beobachtete völlige Unabhängigkeit von Kern- und Blepharoplastteilung und das Auftreten vom Blepharoplasten (= Basalkorn) weit getrennter Centriole erklären ließe. Ref.) Das Verhalten der einzelnen Teile des Geißelapparates bei der Vermehrung

soll ein verschiedenes sein: Vordergeißeln und Basalmembran werden vom Blepharoplasten aus neu gebildet, während die Verfasser für die undulierende Membran resp. die Schleppgeißelfibrille sowie für den Achsenstab Teilung beschreiben. Die Angaben über die Spaltung des Randfadens erscheinen allerdings — wie alle bisher von Zeit zu Zeit bei verschiedenen Flagellaten beschriebenen Teilungen von Geißeln — nicht beweiskräftig und auch hier auf eine partielle Verklebung der neu gebildeten Fibrille mit der alten zurückführbar. Recht klar sind dagegen die für die Teilung des Achsenstabes beigebrachten Abbildungen. — Auch sonst weichen gerade hinsichtlich des Axostyls die Beobachtungen KOFOID's und SWEZY's von denen früherer Untersucher erheblich ab. Das Vorhandensein jedweder fibrillären Differenzierung wird bestritten, und das ganze Organell als homogene, in der äußeren Schicht etwas stärker färbbare hyaline Substanz beschrieben, die zahlreiche Chromatinkörnchen enthält. — Auf Grund von Beobachtungen im Leben wird es auch nicht wie bisher als formbestimmendes Gebilde angesehen, auch nicht als Haftorgan (KUNSTLER, WENYON, KUCZYNSKI), sondern als mächtige, der Fortbewegung auf der Mucosa dienende innere Geißel. [Wie sich die Verfasser die Wirkungsweise einer „inneren Geißel" physikalisch-physiologisch vorstellen und wie sie ihre aktive Bewegung beobachten wollen, bleibt Ref. ziemlich rätselhaft. Überhaupt wäre eine Nachprüfung all dieser Verhältnisse bei verschiedenen Gattungen der Polymastiginen im Hinblick auf so manche frühere entgegenstehende Beschreibung sehr erwünscht, da sonst erhebliche Unterschiede in Struktur und Genese des Achsenstabes bei verschiedenen Gattungen zu bestehen scheinen. Ref.].

Auch zur Frage des „Parabasalapparats" (JANICKI) nehmen die Verfasser Stellung und wollen hierzu bei den Trichomonaden nicht nur die offenbar nur relativ selten vorkommenden von JANICKI u. a. beschriebenen Gebilde rechnen, die sie als frühzeitige Neuanlage der Basalmembran der undulierenden Membran ansehen, sondern die Basalmembran überhaupt! Und ebenso soll dem Parabasalapparat der Kinetonucleus entsprechen, nicht nur bei Trypanoplasma, wo in der Tat manches zugunsten dieser Auffassung angeführt werden könnte, sondern auch bei den Trypanosomen. Da von den Verfassern eine besondere Arbeit hierüber angekündigt wird, so muß eine Diskussion dieser Anschauung vorerst unterbleiben. Dagegen muß wiederum darauf hingewiesen werden, daß der Blepharoplast der Trichomonaden von vornherein nur mit dem Basalkorn der Binucleaten homologisiert wurde und werden darf, daß also die danach selbstverständliche Feststellung, er sei kein Kern, für die Frage nach der Kernnatur des Kinetonucleus der Trypanosomiden u. a. gänzlich belanglos ist.

V. JOLLOS (Berlin).

Koltzoff, N.: Über die Wirkung von H-Ionen auf die Phagocytose von Carchesium lachmani. Intern. Zeitschr. f. physik.-chem. Biologie Bd. I S. 82—107.

Mit gewohnter Exaktheit und Gründlichkeit hat KOLTZOFF die Abhängigkeit der Phagocytose eines Ciliaten von den chemischen Bedingungen des umgebenden Mediums untersucht. Als Objekt diente die

koloniebildende Vorticellide *Carchesium lachmani*, die, wie Vorversuche gezeigt hatten, stundenlang in doppelt destilliertem Wasser (von geprüfter Leitungsfähigkeit) leben kann; gefüttert wurde immer mit der gleichen Sorte chinesischer Tusche, deren Zusatz die Leitungsfähigkeit des Mediums nicht merkbar veränderte, und deren Aufnahme durch die Infusorien leicht beobachtet werden konnte. In reinem destillierten Wasser erfolgte Phagocytose so energisch wie überhaupt möglich; Zusatz neutraler Salze hebt sie nicht auf, doch erwiesen sich stärker hypertonische, den Infusorien viel Wasser entziehende Lösungen als Phagocytose hemmend. Verhindert wird sie dagegen durch Lösungen solcher Salze, die zwar im chemischen Sinne neutral sind, aber in Lösung dissoziiert werden, so daß freie H- oder OH-Ionen vorhanden sind. Und entsprechend heben verdünnte Säuren die Phagocytose völlig auf. Die Grenzkonzentrationen, bei denen einmal überhaupt eine Beeinflussung der Phagocytose nachweisbar ist und bei denen sie völlig ausbleibt, wurden für verschiedene Säuren festgestellt, und aus der Übereinstimmung des Grades ihrer Wirksamkeit mit der Größe ihrer Dissoziationskonstante geschlossen, „daß die Wirkung aller untersuchten Säurelösungen durch H-Ionen bestimmt wird“. Durch Hinzufügung von Zitraten oder Phosphaten zu den Säurelösungen kann die Aufhebung der Phagocytose verhindert werden, und zwar handelt es sich bei dieser „Entgiftung“ nicht um physiologische, sondern um rein physikalisch-chemische Prozesse, indem die freien H-Ionen verbunden werden. — Die Reaktionen der Carchesien erfolgen so zuverlässig, daß sie nach Festlegung der verschiedenen Grenzlösungen geradezu für die Bestimmung des H-Ionen-Gehalts einer gegebenen Lösung verwandt werden könnten. Eine derartige biologische Methode wäre nach Koltzoff kaum weniger genau als die kolorimetrische!

In dieser (auch durch frühere Untersuchungen des Verf. belegten) Feststellung, daß „lebende Zellen feinste Mechanismen sind, welche ebenso gesetzmäßig und empfindlich arbeiten, wie die allerfeinsten mit Menschenhand konstruierten Meßapparate“, liegt natürlich eine weitere allgemeine Bedeutung der vorliegenden Arbeit und zugleich die Berechtigung, das Heranziehen psychischer Faktoren für die Beurteilung der Phagocytose (Metalnikoff u. a.) abzulehnen. V. Jollos (Berlin).

Erdmann, Rh.: Zu einigen strittigen Punkten der Sarkosporidienforschung. Arch. d. zool. expér. et gén. Bd. 53, H. 9, 1914.

Verf. unterscheidet in der Entwicklungsgeschichte der *Sarcocystis muris* zwei scharf abgegrenzte Abschnitte:

1. Periode. Von der Verfütterung der ausgewachsenen Sarkosporidien bis zum ersten Stadium in der Muskulatur. Dauer 28—30 Tage. Dieser Abschnitt verläuft in den Wänden des Darmkanals, in den Lymphbahnen und im Fettgewebe des Wirtes.

2. Periode. Ausbildung des einzelligen Parasiten in den ausgebildeten, viele Parasiten enthaltenden Miescher'schen Schläuchen.

Bei Mäusen, die von der Geburt an auf steriler Watte gehalten und mit gekochter Milch gefüttert waren, fand Verf. nach Verfütterung von Mäusesarkosporidien „in den Epithelzellen, den Bindegewebszellen des

Darmkanals und in den Gefäßlumina eigenartige Lebewesen, die den Gedanken an ein Schizontenstadium der *Sarcocystis muris* in dem Darmkanal des Wirts nahelegten.“ Nach Sublimatfixierung und GIEMSA-Schnittfärbung: Plasma blau, Kerne rot. Nach FLEMMING-Fixierung und HEIDENHAIN-Färbung: Plasma grau, Kerne schwarz. Größe 0,3—0,4 μ bei jüngeren Stadien. Spätere sind oft zweikernig. Bis eine Schizogonie, wie Verf. sie beim Mäusesarkosporid gefunden zu haben glaubt, auch beim Hammelsarkosporid gefunden ist, bleibt die Frage nach der Verwandtschaft der GILLRUTH-Cyste mit den Sarkosporidien und die Stellung der Sarkosporidien im System offen.

Verf. beschreibt als jüngere Stadien Primärzellen und Sporoblastenmutterzellen, die ALEXEIEFF und NEGRI entgangen sind. Sie unterscheidet:

1. einzelliges Stadium;
2. Primärzellenstadium (mit lockeren Elementen);
3. Sporoblastenmutterzellen (eng zusammenliegende Zellen mit chromatinreichen Kernen und oft exzentrischem Caryosom);
4. Sporoblasten:
5. Sporozoiten.

Die Sporoblasten entstehen durch Zerfall der Sporoblastenmutterzellen, ähnlich wie WEISSENBERG es in den Sekundärschläuchen der Microsporidien beschrieben hat. In den Sporoblastenmutterzellen finden gleichzeitig oder kurz hintereinander zwei Teilungen statt.

Aus den Sporoblasten bilden sich Sporozoiten. Es formen sich metachromatische Körper; am Ende der Spore entsteht ein kapselähnliches Gebilde, in dem auf Längsfäden Chromatinkörner aufgereiht werden, von Verf. „Fadenapparat“ genannt. Beim Hammelsarkosporid treten die metachromatischen Körper frühestens im Sporoblasten auf.

Verschiedenheit der Auffassung, was als Kern zu bezeichnen ist, erklärt sich daraus, daß ALEXEIEFF nur Sporozoiten, aber keine Sporoblasten beobachtet hat. Der „Fadenapparat“ (ERDMANN) = Kern (ALEXEIEFF) entsteht erst als Neubildung am Ende der Entwicklung und stammt aus dem Primärkern, wie Verf. den Kern der Primärzellen, Sporoblastenmutterzellen und Sporoblasten nennt.

Die Sarkosporidienzelle ist eine Drüse (ALEXEIEFF), aber nur ein Teil der Zelle, der „Fadenapparat“, hat die Struktur einer Drüse.

FRITZ LEVY (Berlin z. Zt. Bromberg).

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

ie den
n dem
IEMSA-
g und
-0,4 μ
gonie.
beim
vandt-
g der

oro-
sind.

hro-

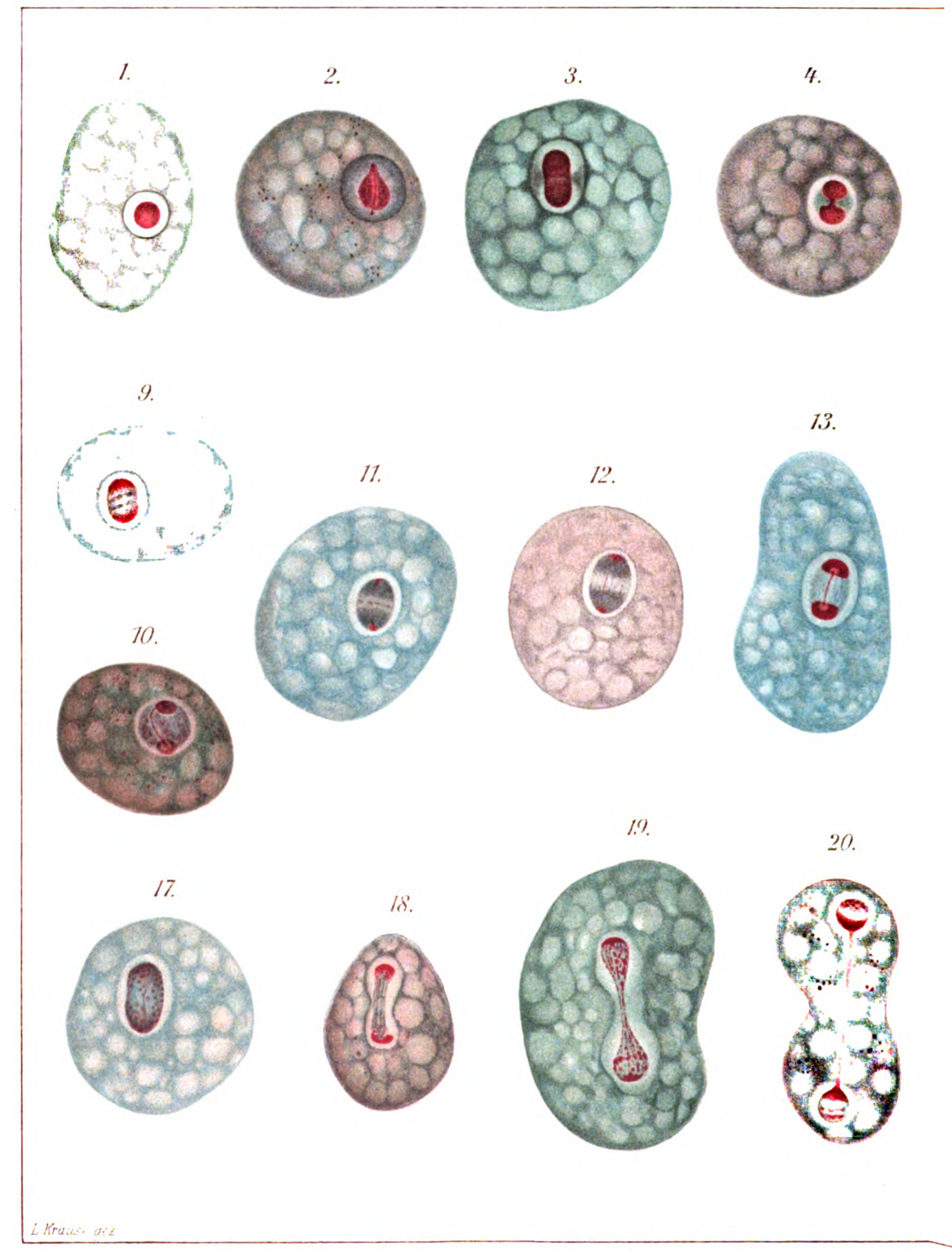
ter-
der
nden

sich
ähn-
den.
eten

ist,
oro-
Kern
und
len.

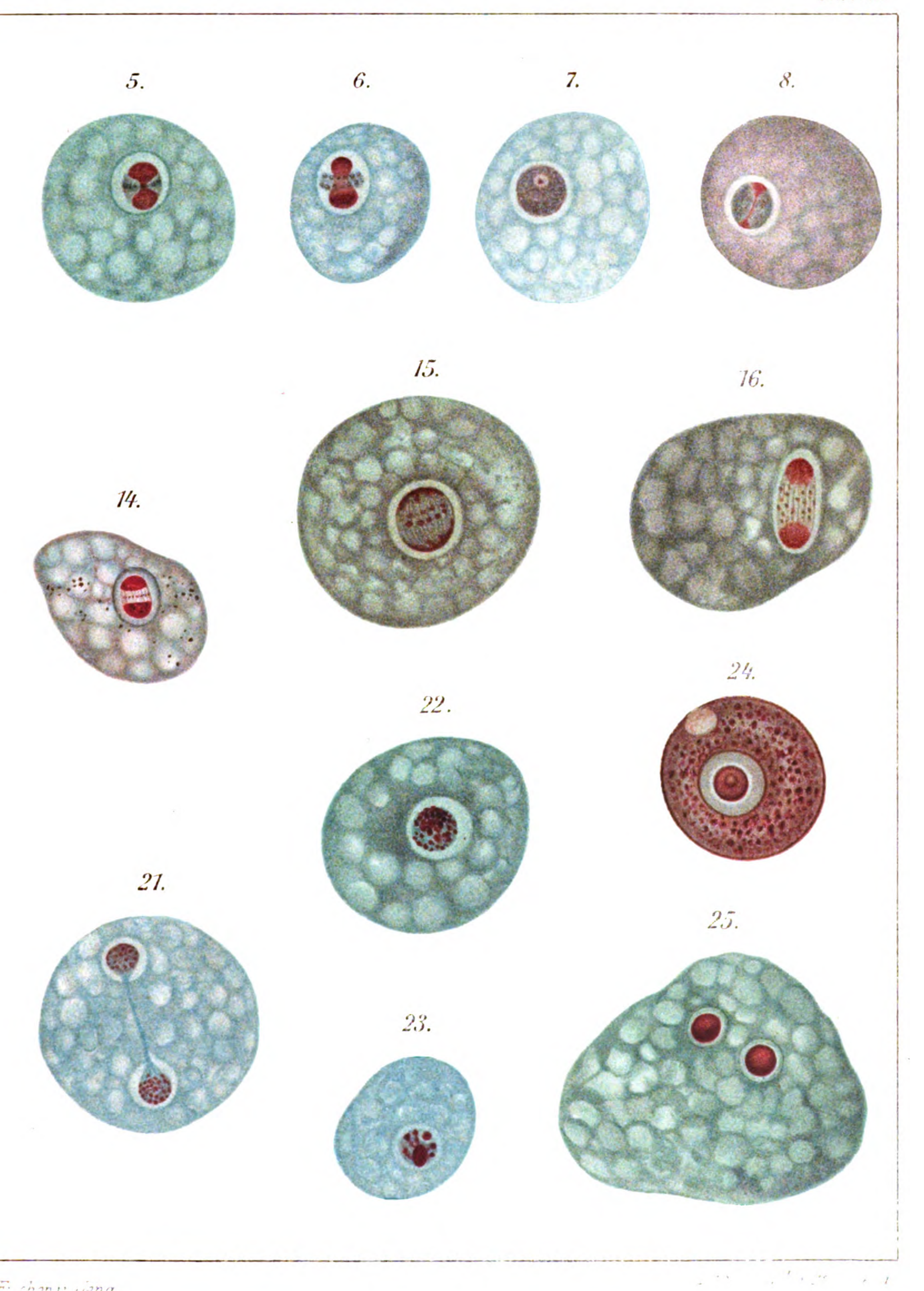
ein

).

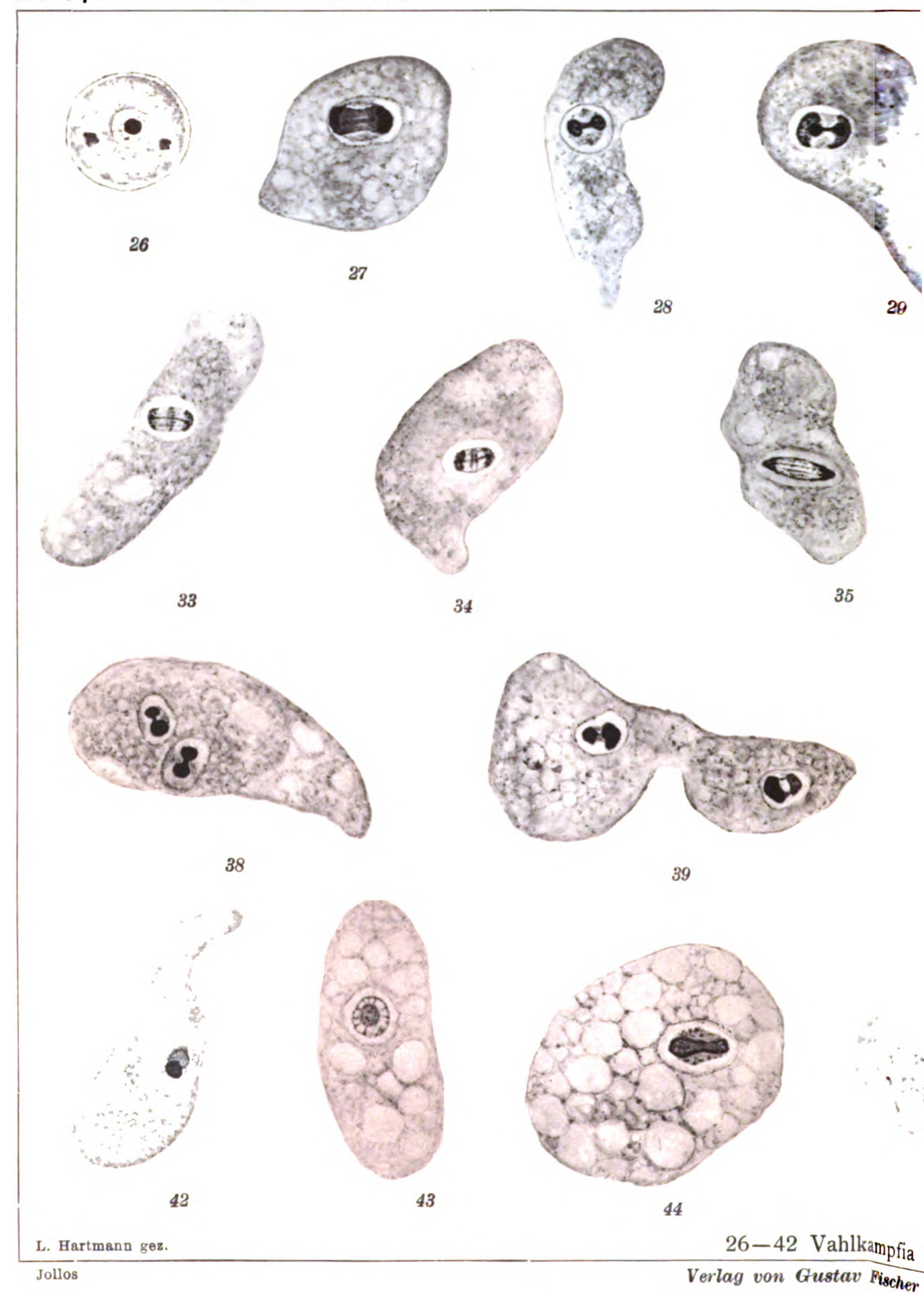


Jollos

Verlag von Gustav F…



v. Fischer in Jena.

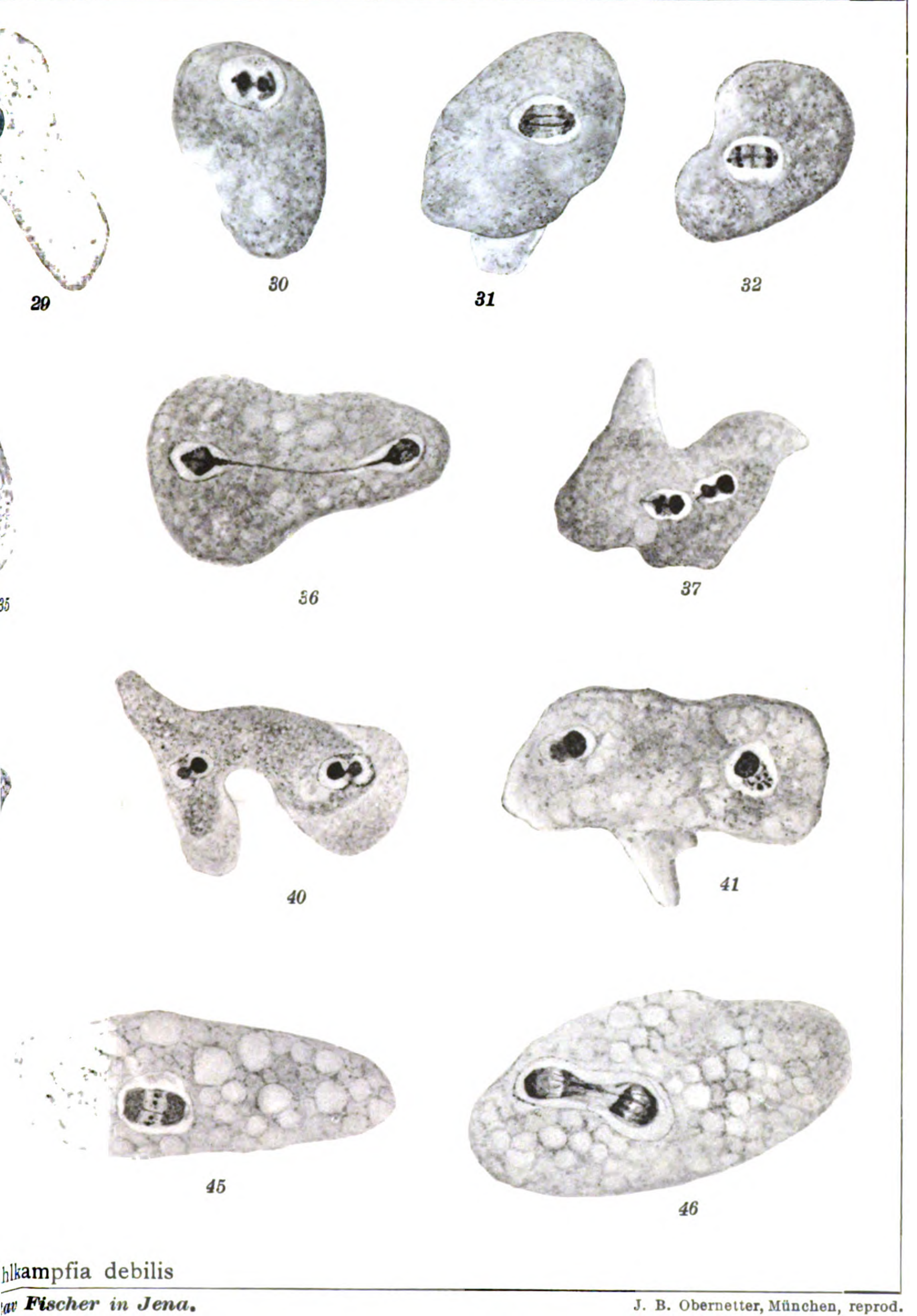


L. Hartmann gez.

26—42 Vahlkampfia

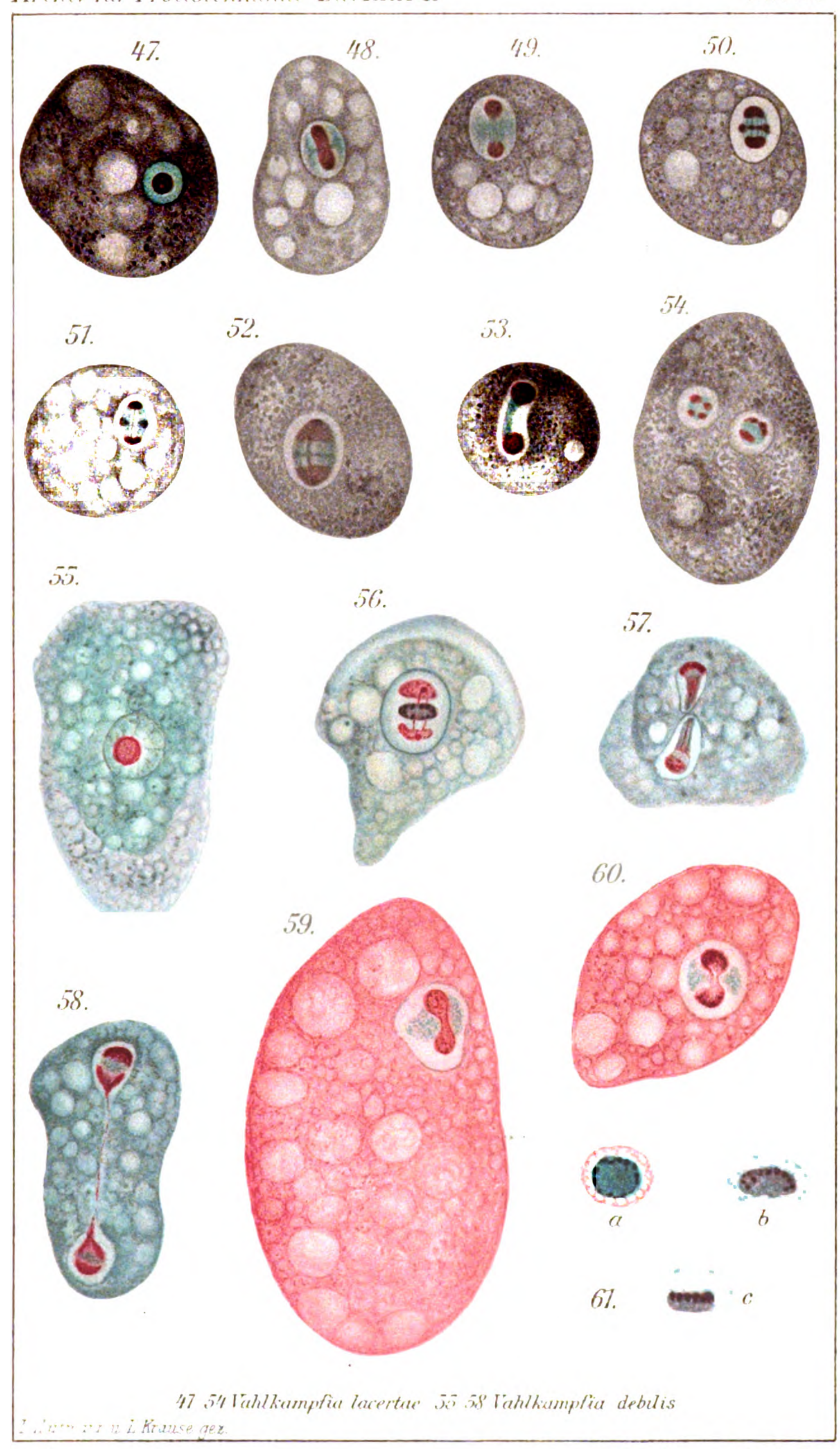
Jollos

Verlag von Gustav Fischer



hlkampfia debilis

av Fischer in Jena.
J. B. Obernetter, München, reprod.



47–54 Vahlkampfia lacertae 55–58 Vahlkampfia debilis

Jollos

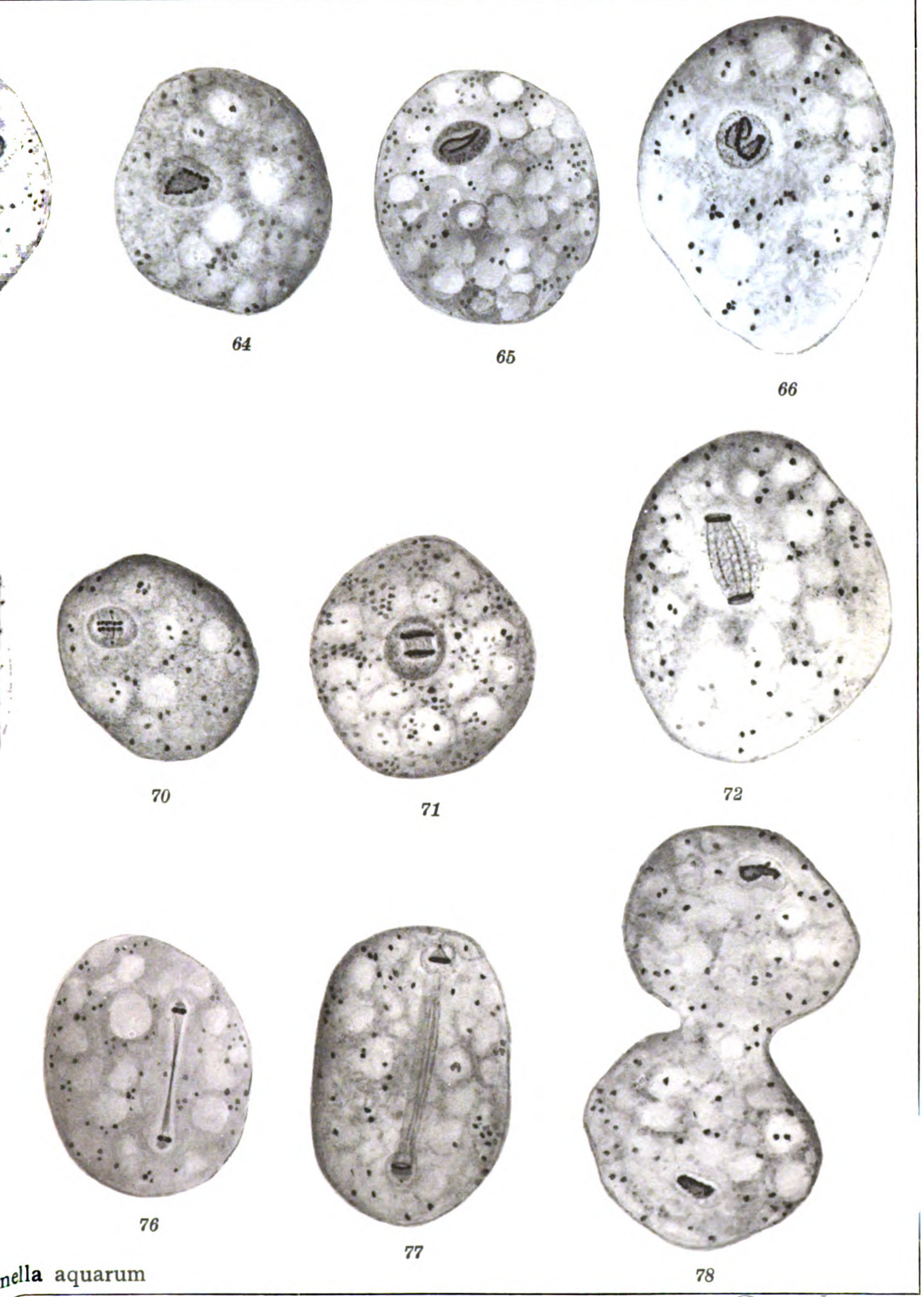
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



L. Hartmann gez.

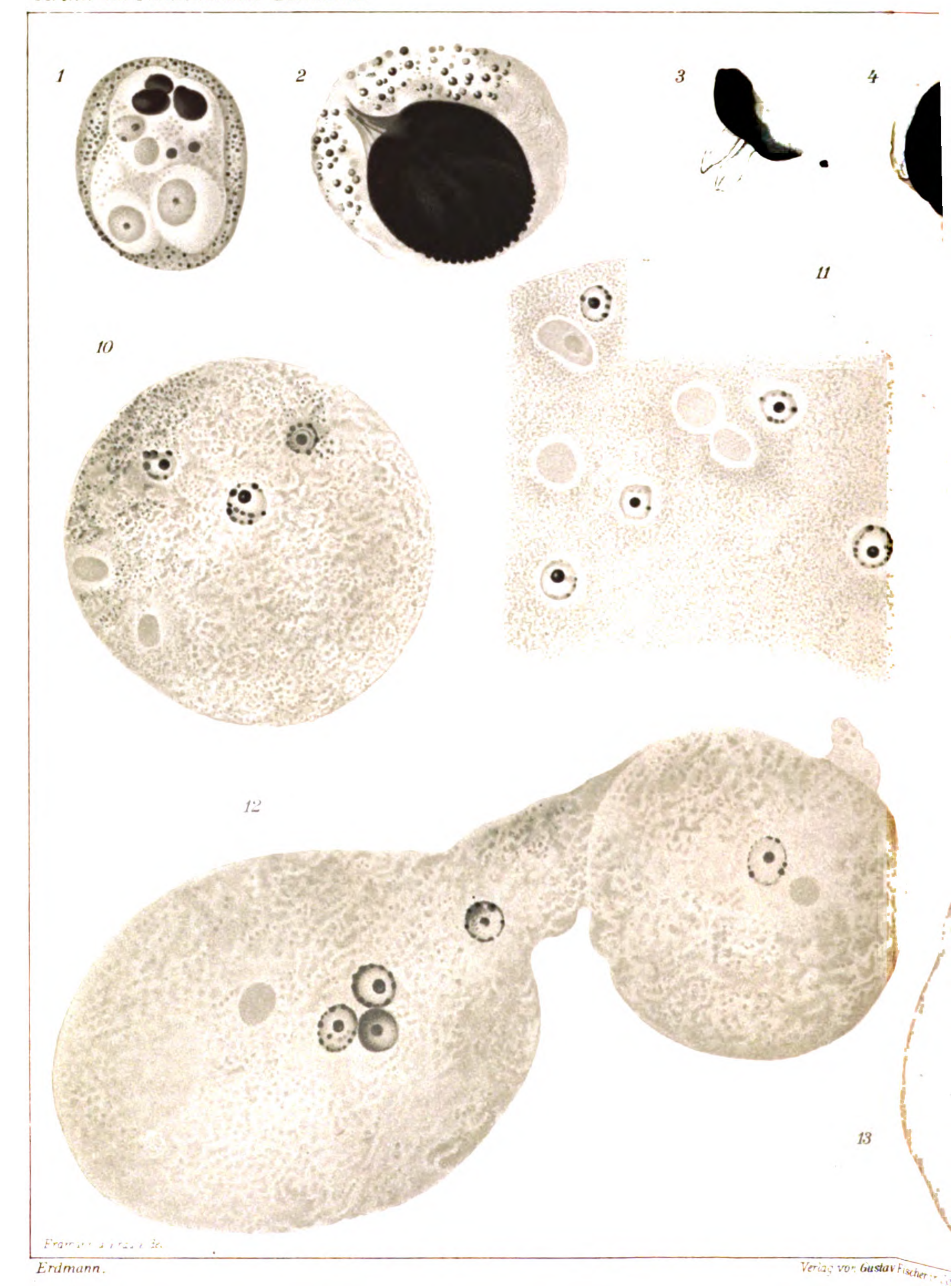
Hartmannella



nella aquarum

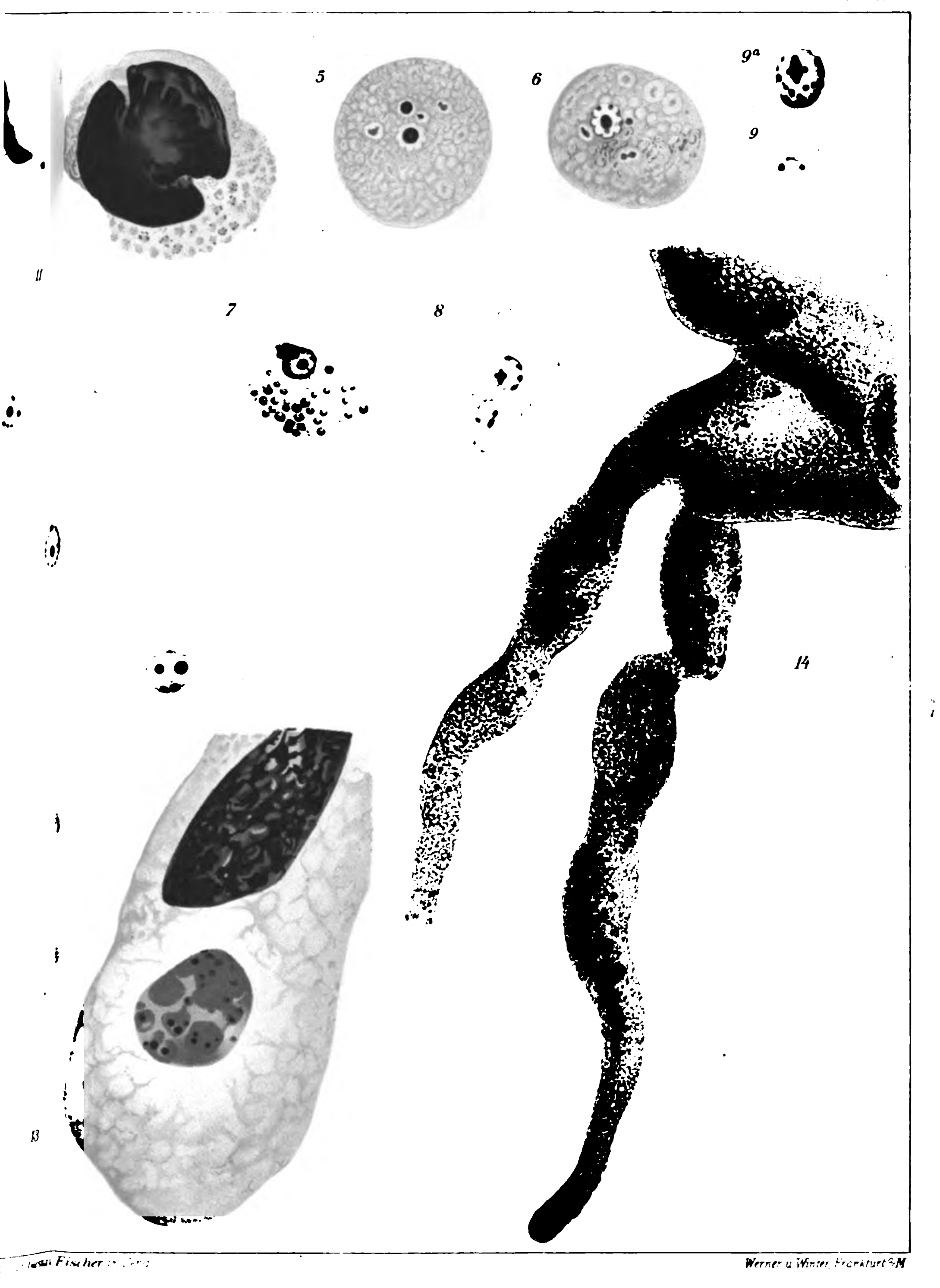
av Fischer in Jena.

J. B. Obernetter, München, reprod.



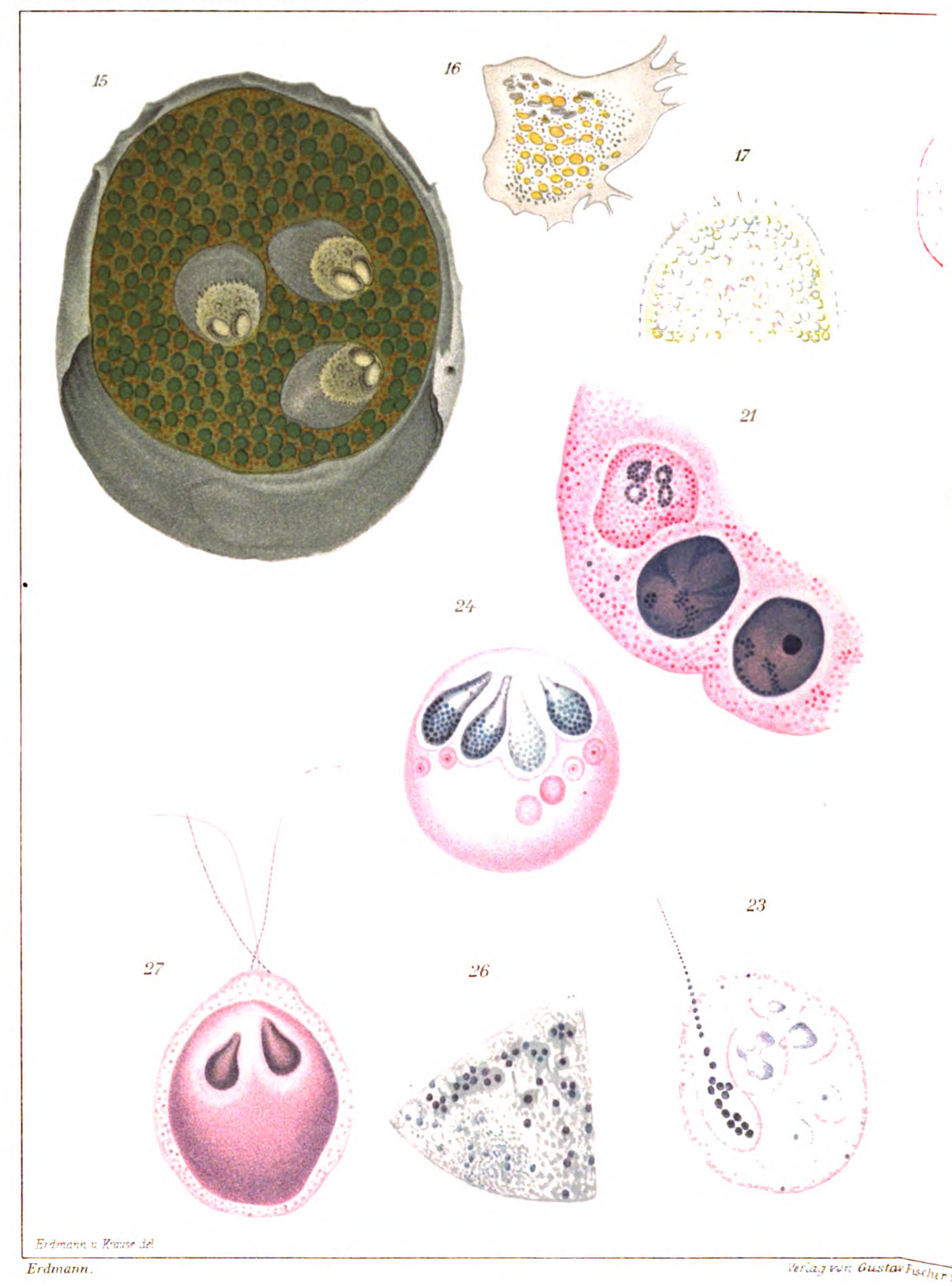
Erdmann.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

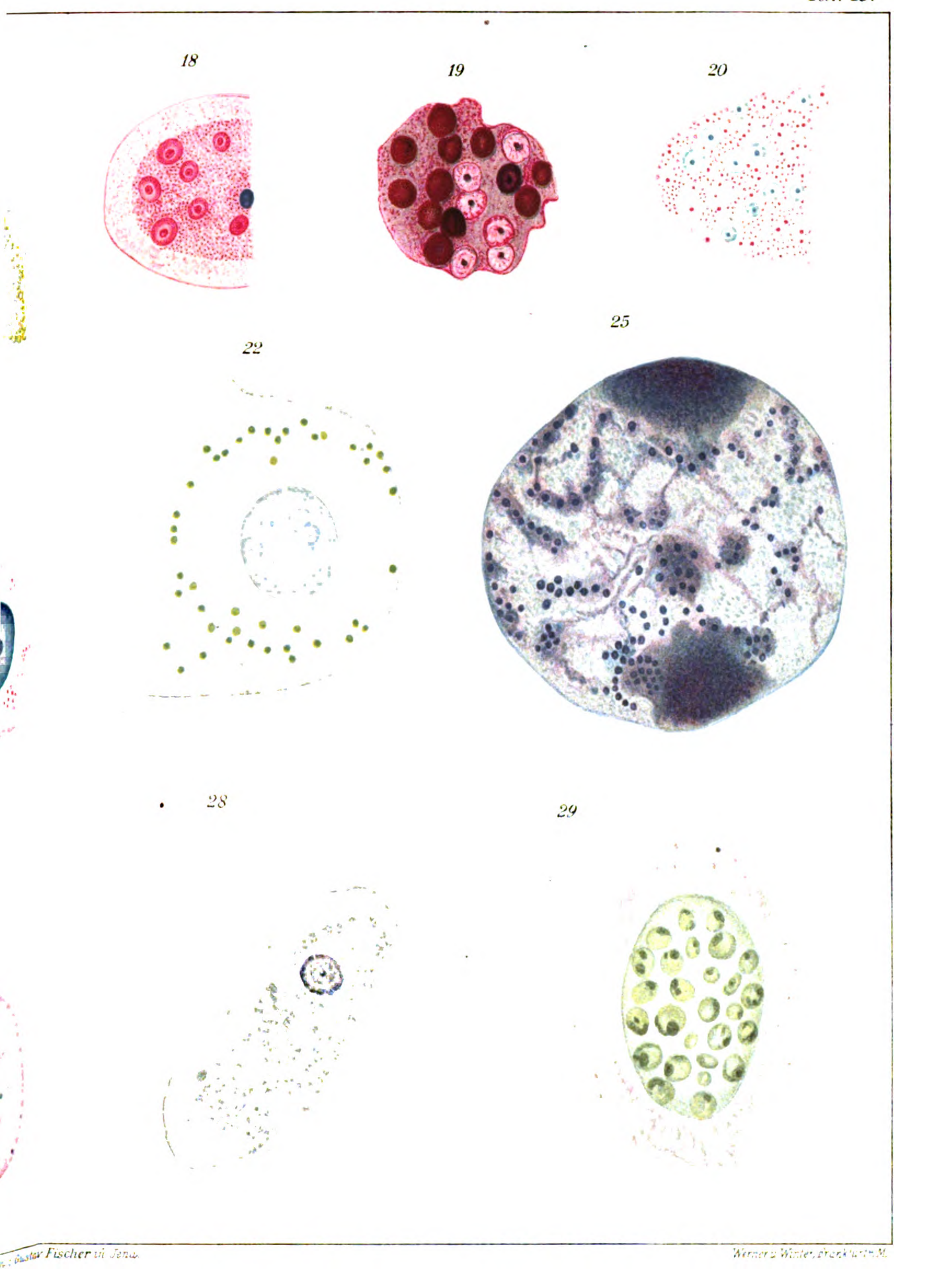


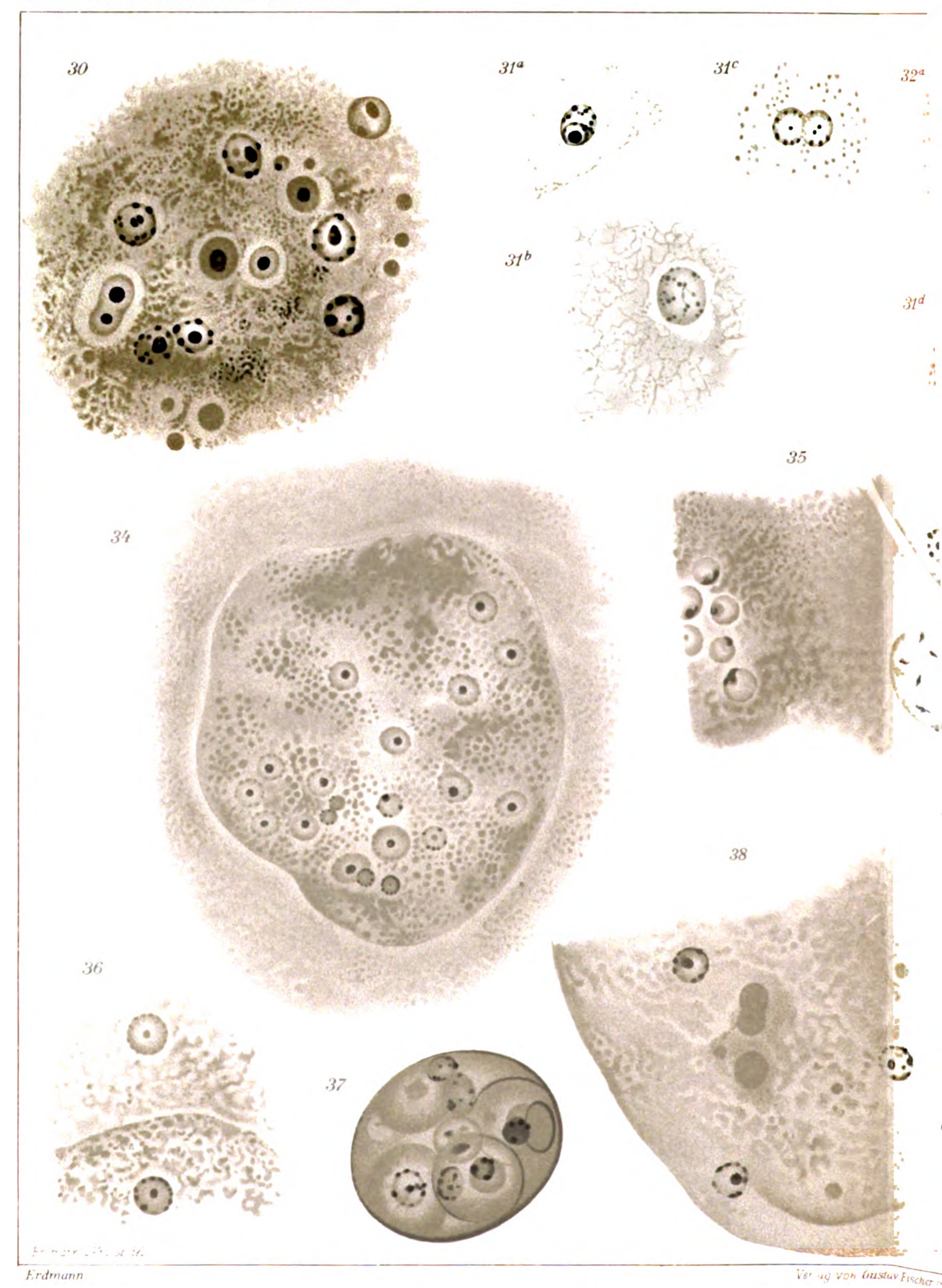
Fischer in Jena

Werner u. Winter, Frankfurt a/M



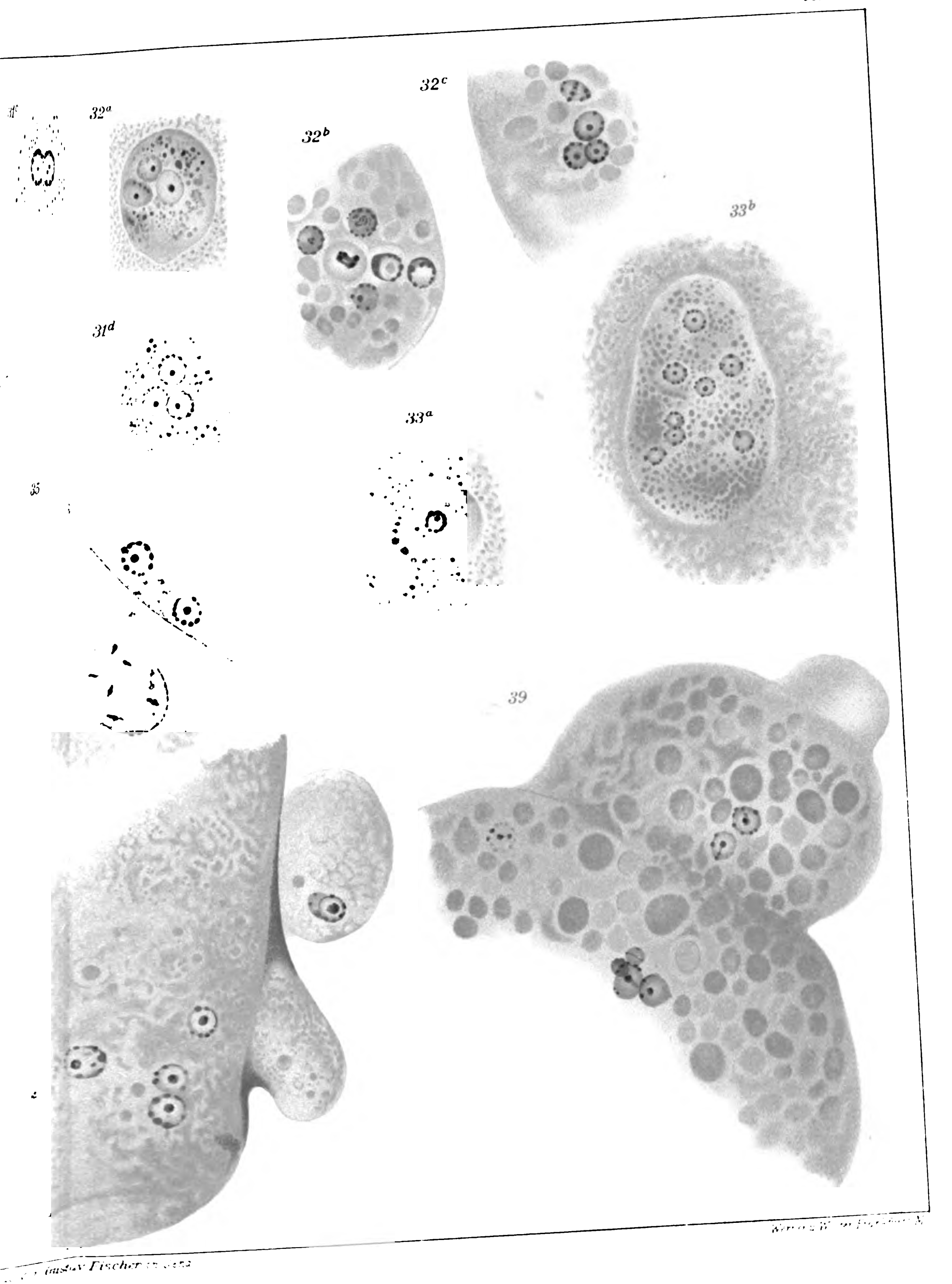
Verlag von Gustav Fischer


18
19
20
22
25
28
29
Gustav Fischer in Jena.
Werner & Winter, Frankfurt M.

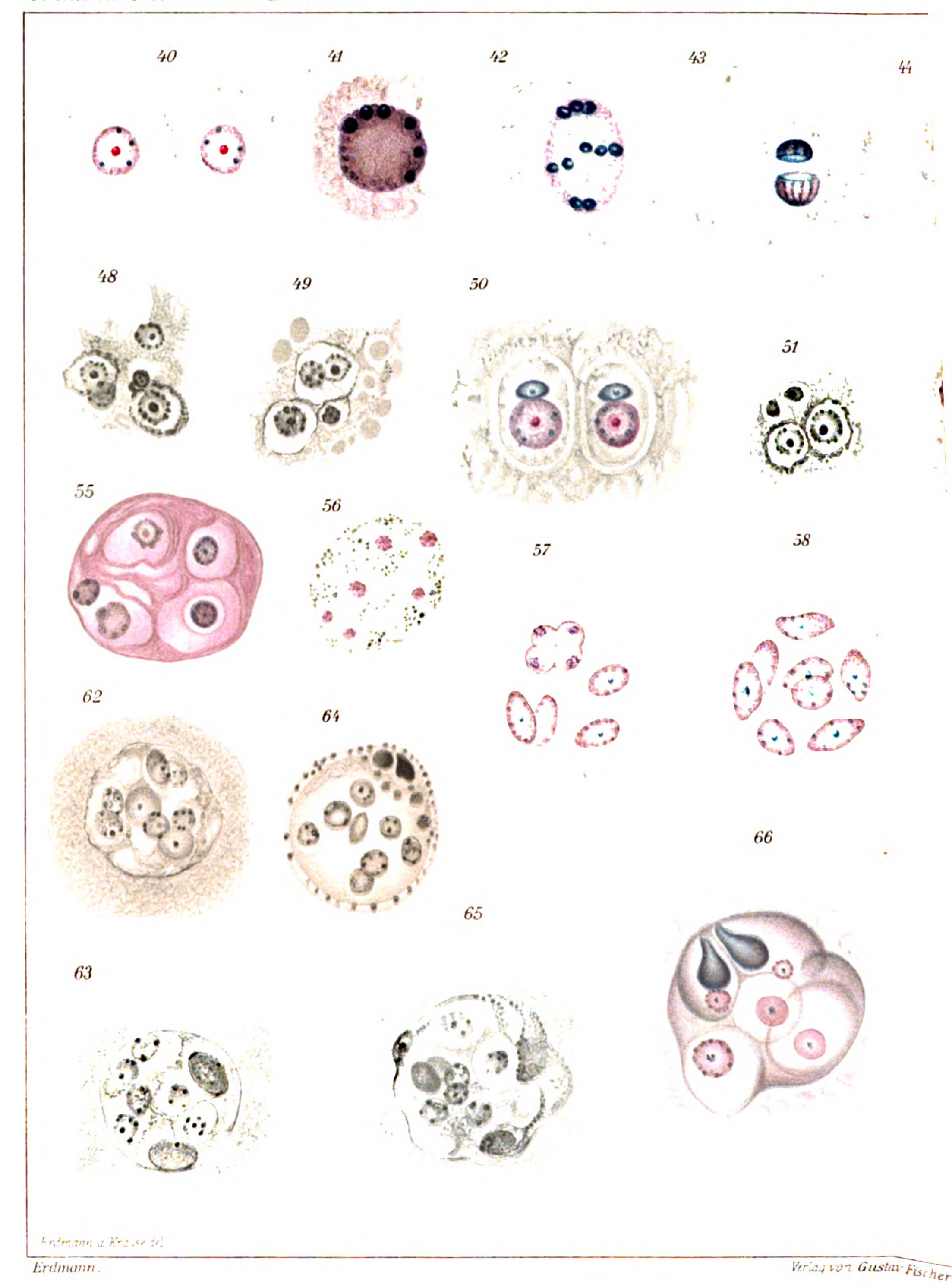


Erdmann

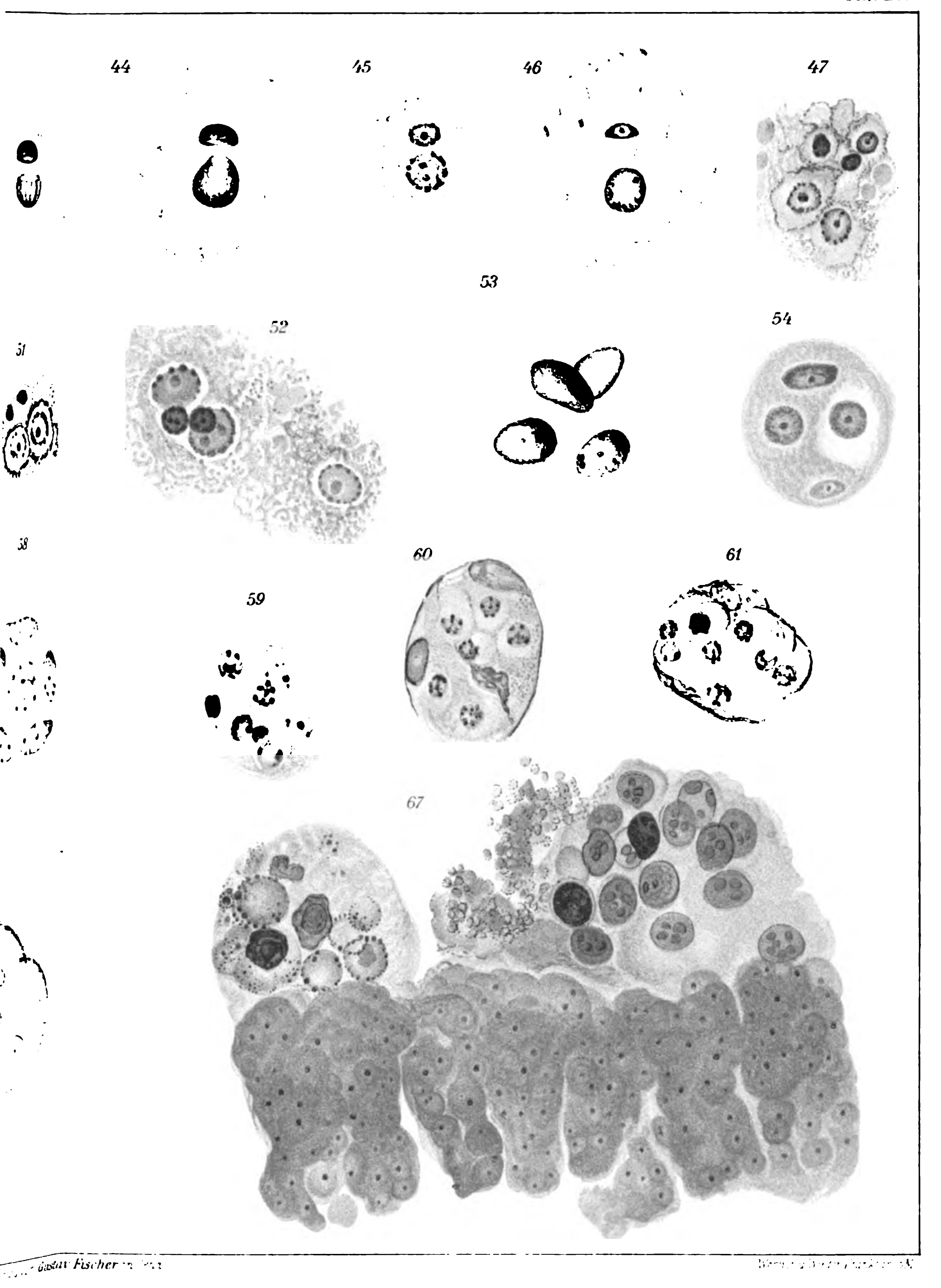
Verlag von Gustav Fischer



Gustav Fischer in Jena



Verlag von Gustav Fischer



Gustav Fischer in Jena





